

ANA CAROLINA HATSCHBACH CARDON

**ÁREAS ABERTAS DA AMÉRICA DO SUL: DISTRIBUIÇÃO,  
ENDEMISMOS E RELAÇÕES HISTÓRICAS**

Monografia apresentada à disciplina BZ027, Estágio em Zoologia como requisito parcial à conclusão do Curso de Ciências Biológicas, na modalidade de Bacharelado, Departamento de Zoologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Claudio José Barros de Carvalho.

CURITIBA

2007

ANA CAROLINA HATSCHBACH CARDON

**ÁREAS ABERTAS DA AMÉRICA DO SUL: DISTRIBUIÇÃO,  
ENDEMISMOS E RELAÇÕES HISTÓRICAS**

CURITIBA

2007

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao Prof. Dr. Claudio José Barros de Carvalho, por ter acreditado em mim e nos meus meios um tanto não ortodoxos, e na sua forma serena e polida de orientar. O Professor Claudio lidera com maestria um grupo de jovens cientistas humildes e sempre dispostos a ajudar uns aos outros o que faz a atmosfera do laboratório um local feliz e agradável (e ainda tem música clássica!).

Aos doutores Antônio Aguiar pela indicação do uso do táxon *Caenomada* e principalmente, a Eduardo Almeida por sua grande paciência ao ler o manuscrito e me ajudar a entender um pouco mais sobre análise de eventos e cladística.

Aos amigos de laboratório (e digníssimos senhores), Alessandre Pereira Colavite, Beatriz Ern da Silveira, Cecília Kosmann, Danilo Pacheco Cordeiro, Jaime Ivan Rodrigues (boa companhia e boa música até de madrugada), Jéssica Gillung (pelo sorriso constante e comentários pertinentes em horas ainda mais pertinentes). Agradeço principalmente aos amigos pacienciosos que tiveram imensa participação neste trabalho, Peter Lowenberg Neto (pela leitura dos manuscritos e ao mapa utilizado em todas as análises), Elaine Della Giustina Soares (por onde começar?? à toda ajuda dada em diversos aspectos, inclusive ótima companhia de café), Mauren Turcatel (amiga querida e melhor companhia para caronas e maior pão de queijo do mundo) e Kirstern Lica (ao apoio incondicional na labuta de cada dia contra divas! E por ser uma pessoa John).

Aos alunos da pós graduação, Flavia Fernandes, Nuno, Fernando Maia Dias e Paschoal.

Aos meus pais pelo apoio em todas as horas e por me ensinarem o amor ao saber. A Luci Pfeiffer por conselhos sábios, companhia agradável e bolo de trufa com morangos.

A meu companheiro biólogo, de banda, de vida, meu grande amigo, Pedro Bond Schwartsburd e à sua família que me acolheu durante toda graduação.

À mãe postiça, Denise Sartori que me mostrou ser possível conciliar música e biologia e ainda de quebra cantar ópera!

Aos colegas biólogos e amigos incondicionais: Leyla Mariane Joaquim (my sunshine...), Camila Fediuk Castro (for simply gorgeous days and memories!), Kelly Mafra (amigona que topa todas do meu lado), Cintia C. Palu (amigona literal e figuradamente) e meus queridos HF: Gabriel, Rafael Kessler, Fábio Hiratsuka Veiga, Monica Alcântara e Danilo Rosa.

Aos amigos: Larissa Warnavin (conversa adoçada com abraço), Diana Wittkowski, Luiza Vieira Albuquerque, Lise Camargo, Viviane Alves Kubo, Thiago Monteiro e à banda Lunan, Maiko Thomé, Norton Blasi e Jaqueline Gutervil.

E à minha maior companheira em todas as jornadas e encalces, à musica, agradeço pelo simples fato de existir, repetindo à citação que li todos os dias no edital do laboratório: Information is not knowledge. Knowledge is not wisdom. Wisdom is not truth. Truth is not beauty. Beauty is not love. Love is not music. MUSIC IS BEST (Frank Zappa).

Dedico este trabalho ao meu avô,  
Leopoldo Jorge Cardon, *in memoriam*,  
por ensinar a meu pai e a mim o  
respeito à natureza e o amor ao saber.

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1 A história do pensamento biogeográfico.....	1
1.1.2 Métodos utilizados.....	7
1.2 A sub-região Chaquenha.....	11
2. OBJETIVOS.....	12
2.1 Objetivos Específicos.....	12
3.MATERIAL E MÉTODOS.....	13
3.1 Busca bibliográfica e obtenção de literatura.....	13
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	19
4.1. Análise pan-biogeográfica.....	19
4.1.1. Pan-biogeografia e homologia biogeográfica.....	19
4.1.2 Pan-biogeografia: padrão e processo.....	54
4.2 Análise de eventos.....	57
4.2.1. Eventos nas áreas secas.....	57
4.2.2. Análise de eventos pelo método Treefitter.....	60
5. CONCLUSÕES .....	67
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	68

# 1. INTRODUÇÃO

## 1.1 A história do pensamento biogeográfico.

A biogeografia, em sua mais simples definição, pode ser entendida como a ciência da distribuição dos seres vivos. Este estudo engloba disciplinas como a geologia, geografia, e é claro, a biologia. No mundo ocidental, a biogeografia está presente desde os primórdios da humanidade nos livros da Torá e do Gênesis. A idéia biogeográfica descrita nestes livros é a mais antiga e a de maior duração. Esta idéia expõe o surgimento de todos os seres em um único e grande centro de origem que se dispersaram pelo mundo (Papavero *et al.*, 1997).

Com as cruzadas e as grandes navegações o homem entrou em contato com biotas desconhecidas e muito distintas. Cresceu então o número de perguntas acerca de como, quando e o que se dispersou. Foram necessárias teorias rebuscadas que explicassem melhor e de forma mais acurada a distribuição de todas as espécies de plantas e animais. Entre estas teorias foram postuladas pontes intercontinentais ligando tanto Atlântida como a América do Norte à Europa (Llorente *et al.*, 2000).

Dentre todas estas teorias do período pré-evolutivo a obra *Arca Noë* do jesuíta Athanasius Kircher, em meados do século XVII, merece destaque pela minúcia de detalhes e o grande número de ilustrações da embarcação e animais. São relatados nesta obra o tempo de duração do dilúvio, dimensões, organização interna da Arca e, principalmente, os animais levados por Noé (Llorente *et al.*, 2000). Para Kircher, apenas algumas espécies de mamíferos, aves, répteis e anfíbios seriam transportadas na arca. As demais espécies teriam surgido por geração espontânea ou hibridismo, sendo logo, desnecessário que fossem levadas. Apesar de conter uma explicação cuidadosa, *Arca Noë* falhou em responder a pergunta, como tantas e tão diversas formas ocuparam partes distantes de um mundo que se revelava cada vez maior? (Papavero *et al.*, 1997)

A primeira teoria biogeográfica moderna veio com Carolus Linnaeus em uma época em que o interesse pelo naturalismo aumentou significativamente (Llorente *et al.*, 2000). O naturalista sueco, em sua obra “Discurso sobre o aumento da terra habitável” de 1744, relacionou dados como a distribuição altitudinal, a interdependência dos seres vivos entre si e com o ambiente e o aumento da Costa da Suécia (Llorente *et al.*, 2000). Este autor ainda

sustentava a criação de todos os seres vivos em um único ponto (o Jardim do Éden). Este local, porém era composto por diferentes seres, interações e ecossistemas. Também, segundo Linnaeus, teria havido um aumento da superfície terrestre seguido pela colonização das plantas por dispersão e não mais por geração espontânea como era antes postulado. Surge então a pergunta de como então seria a dispersão dos animais (Papavero *et al.*, 1997).

A idéia de que áreas diferentes seriam habitadas por animais diferentes (e que estes por sua vez não poderiam transformar-se em outras espécies) surgiu com Georges-Louis Leclerc de Buffon na obra, *Histoire Naturelle* (Llorente *et al.*, 2000). O autor ao analisar os mamíferos do Velho Mundo, deu início a Biogeografia histórica propriamente dita, que foi batizada por Alexander von Humboldt como “A Lei de Buffon”. Buffon testou e refutou a hipótese de Linnaeus de que plantas e animais que habitassem áreas semelhantes em diferentes continentes pertencessem à mesma espécie (Papavero *et al.*, 1997). O autor concluiu que a distribuição da fauna se dava devido a condições ecológicas específicas e que cada área teria os seus próprios animais, estes por sua vez, teriam chegado ao novo mundo por ponte intercontinental.

Finalmente, em 1820, Augustin Pyrame De Candolle em sua obra “A Geografia Botânica” realizou um grande avanço na Biogeografia, sendo a ele atribuída à criação do conceito de endemismo. Além disso, De Candolle foi o responsável pela dicotomização até hoje vigente da biogeografia entre ecológica e Histórica (Espinosa & Llorente, 1993). Os seus estudos de estação e habitat das plantas implicam o papel importante que processos atuais (ecológicos) e geo-históricos teriam sobre a distribuição das espécies. Para o autor, endemismo seria singularidade, ou seja, espécies endêmicas são aquelas típicas de um local. Diferentemente de Linnaeus, De Candolle defendia a possibilidade de haver a dispersão, mas de também existirem espécies cosmopolitas (Llorente *et al.*, 2000).

Seu trabalho teve grande impacto sobre autores ingleses, dentre eles, o geólogo Charles Lyell, professor e amigo pessoal de Charles Darwin. Lyell seguiu Buffon e Pyrame De Candolle considerando a dispersão para explicar por exemplo espécies cosmopolitas. Segundo Lyell, a regra geral da distribuição dos organismos é a existência de áreas com identidade biótica própria, havendo casos excepcionais causados pela dispersão (Llorente *et al.*, 2000).



Desta forma, De Candolle e Buffon contribuíram fundamentalmente no pensamento biogeográfico, tanto pelas análises distribucionais dos organismos como a colocação da possibilidade de inter-relacionamento de áreas (Espinosa & Llorente, 1993).

A biogeografia histórica, à luz da teoria da Evolução, foi um importante suporte às idéias de Charles Darwin e Alfred Russel Wallace (Posadas *et al.*, 2006). Darwin em sua obra “A origem das espécies” aceitou as idéias de De Candolle, bem como acreditava que os continentes seriam fixos e a colonização ocorreria por migrações subsequentes vindas de centros de massa únicos onde ocorreria a descendência com modificação (Llorente *et al.*, 2000).

Wallace por sua vez, também associou a biogeografia à possibilidade de decifrar o problema da origem das espécies. Seu grande interesse pela distribuição e a variação estava baseado na estreita relação desta com a diferenciação e origem das espécies (Llorente *et al.*, 2000). Em 1857 Wallace, nas Ilhas Aru, sugeriu fenômenos geológicos para explicar semelhança entre faunas. Apesar de não considerar movimentos horizontais das massas terrestres, Wallace utilizou as mudanças dos mares e formação de cadeias montanhosas como explicação de casos de distribuição disjunta (Espinosa & Llorente, 1993).

Porém, após a publicação da teoria da origem das espécies de Darwin, Wallace mudou de opinião e sustentou, assim como Darwin, o fixismo dos continentes, voltando a dispersão como a principal explicação da distribuição dos organismos (Llorente *et al.*, 2000). Entretanto, Darwin defendeu a idéia fixista apenas no final de sua vida. Em 1839, Darwin utilizara evidências biogeográficas para embasar uma nova hipótese geológica. Sua teoria sugeria que todos os continentes estariam unidos no meio do oceano Pacífico e também incluía uma teoria de deriva continental (Craw, 1984).

O arraigamento de posições bíblicas na biogeografia faria esta disciplina estancar até a segunda metade do século XX (Llorente *et al.*, 2000). Foi neste século que a mudança de paradigmas de ciências relacionadas modelaram a biogeografia histórica (Posadas *et al.*, 2006). Llorente & Espinosa, (1993 *apud* Llorente *et al.*, 2000) definiram três acontecimentos que firmaram a biogeografia sobre o paradigma vicariante. O primeiro, o método cladista, seguido pela teoria da tectônica de placas e a deriva continental e por fim, trabalho de Leon Croizat.

O desenvolvimento do pensamento biogeográfico está intimamente vinculado à aceitação de um dos principais paradigmas da geologia contemporânea, a Tectônica de Placas. Esta teoria propõe o rearranjo das placas continentais e ilhas, e abertura e fechamento dos oceanos. A revolução causada por este paradigma geológico (Kuhn, 1962) foi fundamental para a biogeografia (Llorente & Espinosa, 1993). Os continentes não seriam fixos, desta forma a explicação de distribuição mais aceitável até então, a dispersão dos organismos, seria substituída por um novo paradigma: o da biogeografia por vicariância.

Esta visão contemporânea de uma ciência tão antiga como a biogeografia teve início a partir da década de 60 do século XX com os trabalhos de León Croizat, Gareth J. Nelson, Norman Platnick e Don Eric Rosen. León Croizat em 1958 propôs que existiria uma estreita relação entre a história da Terra e biota. A vicariância é o surgimento de barreiras fragmentando áreas de distribuição de espécies causadas por mudanças tectônicas ou climáticas. O espaço muda, logo, o mesmo ocorreria com a distribuição dos organismos. Assim nasceu a célebre frase de Croizat em seu trabalho de 1964: “A Terra e a vida evoluem juntas” (Crisci *et al.* 2003). É importante salientar que, apesar da premissa inicial deste novo paradigma ser a vicariância, a dispersão continua sendo fundamental para a explicação da origem das biotas (Llorente & Espinosa, 1993). As diferentes disciplinas presentes na biogeografia permitiram o surgimento de diferentes visões e seus respectivos métodos, cuja função e finalidade variam para cada tipo de caso (Posadas *et al.*, 2006).

Contemporâneo de Croizat, outro importante cientista delineou o pensamento biogeográfico da segunda metade do século XX formalizou o alemão Willi Hennig e sua obra, Sistemática Filogenética de 1966. Hennig formalizou um sistema baseado num padrão hierárquico na evolução dos seres baseados nas relações genotípicas e fenotípicas. Estas estariam por sua vez, sujeitas a relações genealógicas para a compreensão da descendência com modificação. A melhor classificação seria aquela que refletisse fidedignamente as relações genealógicas que produzam uma hierarquia não ambígua (Llorente *et al.*, 2000). Apesar de ser o primeiro método a considerar a hipótese filogenética como a base da história biogeográfica de um dado grupo, a filogenética ainda estaria em um paradigma pré-tectônico, arraigado em conceitos como centro de origem e dispersão (Posadas *et al.*, 2006). O método de Hennig influenciou a biogeografia de Lars Brundin.

Este autor também assumia a dispersão mas em 1966 aplicou a teoria das relações filogenéticas de Hennig a problemas de distribuição vicariante de um dado grupo taxonômico no continente sul (Humphries & Parenti,1999). Esta solução feita por Brundin unida aos trabalhos de Croizat, trouxe à tona um novo enfoque, a biogeografia de vicariância (Ebach, 2003). A biogeografia de vicariância é um enfoque geral da biogeografia histórica, que combina alguns aspectos teóricos da pan-biogeografia de Croizat com o método filogenético de Hennig, Wiley (1987 *apud* Llorente & Espinosa, 1993). Este enfoque tornou-se intimamente ligado a uma outra metodologia da biogeografia histórica, a biogeografia cladística (Llorente & Espinosa, 1993; Humphries & Parenti,1999 Ebach *et al*, 2003).

Em linhas mais gerais a Biogeografia Cladística, desenvolvida por Nelson, Platnick e Rosen, é o entendimento das relações de áreas pela descoberta de padrões bióticos (Humphries & Parenti,1999). A análise cladística compreende basicamente de três passos (Morrone & Carpenter,1994):

1. Construção de cladograma de taxon-area a partir de cladogramas de táxon;
2. Substituição do táxon terminal pelas áreas de endemismo que eles habitam;
3. Conversão de cladogramas de táxon-área para cladogramas resolvidos e derivação de um cladograma geral de área.

A partir dos anos 70 a cladística foi se tornando cada vez mais refinada e com ampla aplicação, (Humphries & Parenti, 1999) desde sua criação até os dias de hoje passou por diversas mudanças. Muitos métodos quantitativos foram propostos, e algoritmos foram desenvolvidos. Essa gama relativamente grande de métodos e análises tem confundido os pesquisadores quanto à sua aplicação mais adequada (Morrone, 1994). A Biogeografia significa muitas coisas para muitas pessoas dependendo da sua maneira de interpretar e propósito de suas questões (Humphries & Parenti,1999).

Esta plethora de métodos na biogeografia, segundo Hubert Tassy & Dominique Delporte, (1999 *apud* Posadas *et al.*, 2006) sugeriria que esta disciplina estaria em desordem. Porém, outros autores sugerem que esta grande pluralidade metodológica causaria uma competição entre os diferentes enfoques e que isso seria o fator modelador da biogeografia. Mas é justamente esta grande variedade que permite a resposta para

diferentes questões, uma vez que cada método tem diferentes premissas e metas (Posadas *et al.*, 2006; Nihei, 2006).

A grande evolução do pensamento biogeográfico e seu presente período de revolução geram a pergunta: diferentes métodos ou diferentes problemas? (Morrone & Crisci, 1995). Estes autores sugerem uma resolução para o problema da pluralidade metodológica na biogeografia, a integração das diferentes metodologias em um enfoque único. Isto consistiria na utilização de uma metodologia híbrida onde cada método seria um passo diferente da análise. Desta forma, os métodos e suas premissas não seriam metodologias que competem entre si, mas seriam métodos testáveis que integrados responderiam a uma questão maior e mais complexa.

Este trabalho trata especificamente de dois métodos, o primeiro, a pan-biogeografia e a análise cladística com abordagem em eventos. A pan-biogeografia busca a homologia primária de áreas. Homologia biogeográfica primária (hipótese inicial de distribuição devido a relacionamento histórico da área) se refere a uma história comum entre áreas, ou seja, diferentes táxons de plantas e animais estão integrados no tempo e espaço em uma área. Homologia biogeográfica secundária (corroboração da hipótese inicial após teste) se refere a aplicações da biogeografia cladística na corroboração da homologia primária (Morrone, 2001). A pan-biogeografia indica o primeiro tipo de homologia pelo reconhecimento de traços generalizados e a biogeografia cladística (baseada em padrões) indica o segundo.

O segundo método utilizado, a análise de eventos, faz parte da biogeografia cladística (Morrone, 2005). Apesar de fazer parte da biogeografia cladística, esta análise não realiza o teste da hipótese postulada pela homologia primária em si. Esta nova metodologia indica os eventos, como por exemplo vicariância, dispersão e extinção, que teriam originado os padrões encontrados com métodos baseados em padrão como a pan-biogeografia ou métodos da biogeografia cladística como o BPA. Desta forma não foi procurado um padrão homológico secundário uma vez que este método não está destinado para a resolução de tal questão, mas sim para indicar os eventos que originaram a grande diversidade das biotas estudadas.

Sendo assim, um dos propósitos deste trabalho foi a contribuição pelo uso de dois métodos, a pan-biogeografia e a análise de eventos. Apesar de não terem sido utilizadas

metodologias complementares *sensu stricto* como sugerido por Morrone & Crisci (1995) foi feito um novo enfoque. A hipótese homológica secundária não foi utilizada para o teste da homologia primária mas sim para a busca dos eventos que ocorreram na Sub-região Chaquenha (Morrone, 2000) e demais áreas secas da América do Sul.

### **1.1.2 Métodos utilizados.**

#### **1.1.2.1 Método Pan-biogeográfico**

A pan-biogeografia é um método da biogeografia histórica desenvolvido por León Croizat. A pan-biogeografia surgiu a partir do seu trabalho homônimo de 1958 que propôs a relação entre a história do espaço e dos organismos que nele vivem. Esta relação distribucional com os organismos devido às bases epistemológicas da biogeografia vicariante é a premissa fundamental tanto para a pan-biogeografia quanto para a biogeografia cladística (Llorente & Espinosa, 1993; Humphries & Parenti, 1999). A Pan-Biogeografia demonstra a fusão das ciências da terra com as hipóteses da evolução dos grupos biológicos (Craw *et. al*, 1999).

O método Pan-Biogeográfico consiste na união de pontos em um mapa pelo critério da distância geográfica mínima, sendo que cada ponto representa a distribuição de um táxon (ou mais). A unidade básica do método é o traço individual, ou seja, uma linha que liga localidades onde ocorre um mesmo táxon (Craw *et. al*, 1999). O traço individual é a representação gráfica da distribuição presente de um dado táxon, ou seja, o local onde seus processos evolutivos estão ocorrendo.

Se ocorrer a congruência de dois ou mais traços individuais de táxons relacionados filogeneticamente ou não entre si, dá-se o nome de traço generalizado. Desta forma, o traço generalizado demonstra padrões distribucionais atuais de biotas ancestrais que foram fragmentados no passado por eventos tectônicos ou climáticos (Craw, 1989; Morrone & Crisci, 1995; Morrone, 2004). Sendo assim, os traços generalizados podem formar áreas de endemismo, pois compreendem a distribuição congruente de dois ou mais táxons monofiléticos (Harold & Mooi, 1994). Estas unidades são locais que carregam a história de uma dada biota.

O nó biogeográfico, por sua vez, consiste na sobreposição de dois ou mais traços generalizados. É a representação de uma área composta ou híbrida (Craw *et. al.*, 1999). São áreas geologicamente complexas que mostram confluências de biotas de diferentes origens. Na área dos nós biogeográficos existe a união tanto da história dos grupos biológicos viventes, quanto da geografia do local. Segundo a visão de Leon Croizat, a vicariância ocorreria como a quebra de um espelho, onde os nós seriam os locais onde foram dados os golpes do martelo (Heads, 2004).

A orientação dos traços para inferência histórica de relacionamento entre áreas ocorre de três maneiras. A primeira é a correlação do mesmo à falhas tectônicas (linha de base). A segunda, pela concentração de diversidade (centro de massa) e por último pela inferência cladística. Quando são feitos traços para ligar as distribuições entre espécies de um mesmo gênero, para formar uma hipótese de relacionamento de área é aplicado o critério filogenético para a orientação dos traços (Espinosa & Llorente, 1993). Ou seja, os táxons que contenham hipótese filogenética são aqueles que direcionam os demais traços (Morrone & Crisci, 1995).

Desta forma, a Pan-Biogeografia permite o reconhecimento de homologia de áreas. A homologia é a hipótese de histórias em comum onde táxons estariam espaço-temporalmente interligados (Morrone & Crisci, 1995). Todas as espécies produzidas por vicariância compartilham a propriedade de que as histórias das áreas ou biota espelham seu histórico de especiação (Veller & Zandee, 2002). Sabe-se que a distribuição dos organismos é congruente com zonas de atividade tectônica. Logo, o que vemos hoje é o produto de comunidade antigas que perduraram em regiões onde houve mudanças topográficas (Craw *et al.*, 1999). Muitos estudos foram feitos propondo classificações biogeográficas baseadas em delimitações por meio de diferentes grupos taxonômicos. Com o surgimento de métodos com maior embasamento teórico (tanto a Pan-biogeografia como a biogeografia Cladística), foi mostrado que estas delimitações nem sempre são entidades históricas que representem unidades naturais de fato (Crisci *et al.*, 1991 *apud* Morrone, 2001; Craw *et al.*, 1999). A partir da visualização e interpretação destas relações históricas é identificada a homologia primária. No método pan-biogeográfico a distribuição é um elemento imprescindível, sendo o foco e a diretriz da análise. A partir desta é possível visualizar facilmente áreas com relevância tanto no tocante à riqueza como para a conservação da biodiversidade (Prevedello & Carvalho, 2006). A pan-biogeografia é um método eficaz uma vez que sua análise tem grande base teórica (Craw *et al.*, 1999).

No presente trabalho foi feito o uso do método pan-biogeográfico para a identificação de padrões de homologia primária de áreas nas províncias das áreas secas da América do Sul com ênfase na Sub-região Chaqueña (*sensu* Morrone, 2000).

Para a homologia de áreas foi analisada a topologia dos traços individuais e generalizados de cada gênero. Posteriormente esta topologia de traços foi reconciliada com

sua respectiva hipótese filogenética a fim de encontrar os padrões históricos da Sub-região Chaquenha e de outras áreas secas relacionadas na América do Sul. Primeiramente os traços generalizados formados somente por espécies irmãs foram analisados separadamente para não ocorrer mistura de biotas ancestrais diferentes (Morrone & Crisci, 1995). Posteriormente foi formado um mapa síntese contendo todos os traços generalizados formados por cada grupo. Os novos traços formados indicaram o padrão histórico de relação mais geral das áreas estudadas. Estes traços, tanto individuais quanto generalizados são os indicadores de uma combinação de cenários como: eventos vicariantes, eventos isolados de dispersão e caminhos comuns utilizados pelos táxons durante um certo período. A análise pan-biogeográfica é o primeiro passo no reconhecimento homológico de áreas, onde o segundo passo é a análise cladística para a confirmação da hipótese primária e reconhecimento da homologia secundária (Nihei & Carvalho, 2005).

#### 1.1.2.2 Análise de Eventos

Nos últimos anos observou-se um aumento de estudos que utilizam a sistemática filogenética como uma base das análises biogeográficas. Porém existem muitas metodologias nem sempre concordantes, cuja aplicação varia muito dependendo do caso (Sanmartín *et. al*, 2001).

Em linhas gerais, pode-se dicotomizar estes métodos sendo baseados em eventos ou em padrões (Ronquist, 1997). Métodos baseados em padrões podem ser classificados por sua vez, em *a priori* ou *a posteriori*. A diferença entre estes se suporta em protocolos que permitem ou não a mudança da interpretação dos dados após as análises para explicar situações como táxons amplamente distribuídos ou homoplasias (Veller & Zandee, 2002). Sanmartín e Ronquist (2001) ressaltaram a dificuldade encontrada quando os métodos baseados em padrões testam hipóteses que incluam tanto dispersão quanto vicariância. Segundo Ronquist (1997), seriam necessários, neste caso, métodos quantitativos para a resolução satisfatória de questões como extinção e dispersão.

Por outro lado, métodos baseados em eventos são oriundos de modelos biogeográficos, de forma que, cada evento é identificado e seu custo condiz com a probabilidade do mesmo ocorrer. Portanto, a solução mais parcimoniosa é aquela que minimiza o custo total de eventos (Sanmartín & Ronquist, 2004). Sendo assim, esta análise

busca a reconstrução que contenha o menor custo, ou seja a maior probabilidade de ocorrência, não sendo necessárias interpretações *a posteriori* (Sanmartín *et al.*, 2001).

O método de reconciliação de áreas foi primeiramente desenvolvido por Roderick Page nos anos noventa. Segundo o autor, este conceito teria surgido de forma independente na sistemática molecular, parasitologia e biogeografia para entendimento de associações históricas (Page, 1994). O autor propõe um procedimento biogeográfico cladístico que maximiza a quantidade de co-divergências, minimizando as perdas e duplicações em um cladograma geral de área (Morrone & Crisci, 1995). Apesar de abarcar o enfoque biogeográfico, esta metodologia ainda é pouco utilizada em trabalhos que abordem o relacionamento de áreas (Sanmartín *et al.*, 2001) sendo mais abordada em análises que estudem relações co-evolutivas ou parasita-hospedeiro.

No presente trabalho foi utilizado o programa TreeFitter 1.2 (Ronquist, 2002) que, como citado acima, custeia cada evento em relação à sua probabilidade, sendo esta metodologia batizada pelo autor: parcimônia baseada em eventos. A terminologia das árvores do Treefitter faz analogia às relações parasita-hospedeiro. No enfoque biogeográfico histórico, H-tree (host tree) seria o cladograma de área, enquanto que P-tree (parasite tree) refere-se às filogenias dos táxons ocorrentes nessas áreas.

O Treefitter pode calcular por meio do custo mínimo, reconstruções de cladogramas de área a partir de dados de uma ou várias filogenias. Para isso foram gerados arquivos no bloco de notas (input file) que continham a filogenia na forma parentética de cada gênero e a distribuição (range) de cada espécie. A partir destes dados as reconstruções foram feitas por meio de permuta e recombinação. Os custos utilizados para as análises são os do modo “default” onde vicariância e duplicação teriam custo 00,1, extinção 1,0 e dispersão 2,0. Táxons com ampla distribuição têm seus valores custeados pelo modo “recent” escolhido automaticamente pelo programa.

Para se obter o reconhecimento dos eventos ocorridos nas áreas secas, foi realizada a análise separada dos grupos. Foram apenas utilizados táxons monofiléticos com a filogenia resolvida, sem tricotomias, sendo seguida desta forma a metodologia de Sanmartín & Ronquist, 2004.



## **1.2 A sub-região Chaquenha.**

A região Neotropical contém 67% do remanescente das florestas tropicais do mundo. Essas regiões chamadas de florestas tropicais sazonalmente secas (como o Chaco e a Caatinga) ocupam solos férteis e alcalinos e ocorrem de maneira descontínua desde os E.U.A até o Paraguai . As savanas (como o Cerrado), por sua vez apresenta solos ácidos e bem drenados, com grande tolerância a queimadas (Pennington *et al.*, 2006).

As áreas secas da América do Sul ocorrem de maneira disjunta sendo encontrados enclaves de Cerrado na Amazônia. Por meio de estudos fósseis as áreas secas são datadas do Mioceno. Porém a sua diversidade teria sido construída gradualmente durante as mudanças climáticas do Pleistoceno pois haveria neste período um processo de expansão destas áreas (Pennington *et al.*, 2006). Durante este período estes fragmentos teriam ocupado uma área extensa e contígua, alcançando o máximo de sua extensão durante a glaciação (Werneck & Colli, 2006).

No presente trabalho foi estudada a sub-região Chaquenha *sensu* Morrone (2000) e suas relações com as demais áreas secas da América do Sul. Esta região foi primeiramente reconhecida como um domínio no início da década de 70 por A. L. Cabrera como uma unidade biogeográfica disjunta (Morrone, 2000). Esta mesma região também é conhecida como diagonal seca, Vanzolini, 1963 e corredor de savana segundo Schmidt e Inger, 1951.

Morrone (2000) em seu trabalho Biogeografia da América Latina e Caribe, propôs um esquema biogeográfico baseado na distribuição de diferentes traços ocorrentes na região. A sub-região Chaquenha é formada pelas províncias do Chaco, Cerrado, Caatinga, Monte e Pampa (Fig. 1). Estas regiões estendem-se desde o nordeste brasileiro até o noroeste da Argentina, formando uma diagonal que cruza a porção central do Brasil e que passa pela Bolívia, Paraguai, chegando ao extremo Sul do Brasil e Uruguai.



Figura 1. Sub-região Chaquenha definida por Morrone 2000.

## 2. OBJETIVOS

Realizar a análise histórica e identificação da homologias primária das áreas secas da América do Sul e compreende os eventos que teriam originado tais padrões.

### ***2.1 Objetivos Específicos***

- a) Realizar revisão bibliográfica sobre o método da pan-biogeografia e da biogeografia cladística para melhor fundamentação teórica destas metodologias.
- b) Utilizar o método Pan-biogeográfico para demonstrar homologia biogeográfica.
- c) Definir os eventos ocorrentes nas áreas secas da América do Sul por meio da análise de eventos (TreeFitter).

### **3.MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.1 Busca bibliográfica e obtenção de literatura**

Para a concretização deste trabalho foi necessária extensa busca bibliográfica de táxons ocorrentes nas regiões da Caatinga, Cerrado e Chaco. Para isso foi feita a busca de dados distribucionais em revisões de gênero que reúnem uma considerável quantidade de dados críveis, provenientes de museus e instituições. Além das revisões taxonômicas foram utilizadas dissertações e teses.

A busca destes trabalhos foi feita pelos sítios eletrônicos: Portal da CAPES, “Google Acadêmico” e o Portal da informação que viabiliza o acesso do “Biological Records” e “Zoological Abstracts”. Esta busca foi feita pelo uso de palavras chave. Houve também busca no acervo de periódicos da Biblioteca da UFPR.

O acervo particular do Professor Dr. Cláudio José Barros de Carvalho no Laboratório de Biodiversidade e Biogeografia – Diptera no departamento de Zoologia da UFPR foi de muita valia para a consulta de periódicos, artigos e livros.

Localidades foram obtidas dos trabalhos de revisão propriamente ditos, ou de sítios que contém bancos de dados distribucionais de plantas e animais como o Global Biodiversity Information Facility, o GBIF (<http://www.gbif.org>). Especificamente para os grupos de plantas foram também consultados bancos de dados de coleta dos sítios de Coleções on-line dos Herbários dos Jardins Botânicos de Missouri (<http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html>) e Nova York (<http://sciweb.nybg.org/science2/VirtualHerbarium.asp>) nos E.U.A.

#### **3.2 Táxons utilizados**

Para a escolha dos táxons foram usadas as seguintes premissas: grupos monofiléticos e que ocorressem nas regiões estudadas (Morrone, 2006).

Todos os 12 gêneros, utilizados no presente trabalho têm hipótese de parentesco, uma vez que tanto a análise pan-biogeográfica quanto a análise de eventos são baseadas nas filogenias dos gêneros.

Para a análise pan-biogeográfica os táxons foram organizados em grandes grupos biológicos, a fim de se obter resultados mais sólidos, bem como para facilitar a visualização dos mapas (Prevedello & Carvalho 2006). Desta forma, a divisão dos táxons nos grandes grupos:

1. Plantas:

### 1.1. *Camarea* Saint-Hilarie, 1823.

*Camarea* pertence à família Malpighiaceae, tribo Gaudichaudiaceae *sensu* Jussieu (1843 *apud* Mamede, 1990). *Camarea* é composto por sete espécies subarbustivas com flores amarelas vistosas. São plantas características de Cerrado e campos rupestres dos estados Brasileiros do Maranhão, Piauí, Bahia, Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso do Sul, São Paulo e Paraná e no Paraguai e savanas da Guiana. Possui três padrões diferentes de distribuição: espécies com distribuição disjunta entre o Centro e Sudeste do Brasil e Guiana; espécies com distribuição ampla em Cerrados e campos rupestres do Brasil; e espécies estritamente endêmicas (Mamede, 1990). A análise cladística para o gênero foi feita por Mamede *et. al.* (1990) indicando que *Camarea* é um gênero monofilético baseado em caracteres morfológicos. As localidades listadas foram obtidas no trabalho de revisão (Mamede, 1990) e dos sítios de Coleções on-line de Herbários.

## 2. Insetos:

### 2.1 *Caenomada* Ashmead, 1899

Este gênero monofilético de abelhas da tribo Tapinotaspidini composto por três espécies é característico dos habitats xéricos da Américas do Sul (Zanella, 2002). Os dados filogenéticos, distribucionais e inferências biogeográficas de *Caenomada* foram retirados do trabalho de revisão do gênero feito por Zanella (2002). A distribuição de *Caenomada* não é contínua, *C. bruneri* ocorre no norte da Argentina, Paraguai, Sul do Brasil, *C. labrata*. está distribuída no centro do Brasil e, *C. unicalcarata* ocorre na Caatinga no nordeste brasileiro e no Chaco do Mato Grosso e Argentina.

### 2.2 *Chlorus* Giglio-Tos, 1898.

*Chlorus* é um gênero monofilético de gafanhotos que, juntamente com o gênero *Scotusa* Giglio-Tos, constitui o grupo Dichroplini (Cigliano & Lange, 2006). A distribuição das espécies deste gênero está restrita para as províncias biogeográficas: paranaense, Cerrado e Yungas, (Cigliano & Lange, 2007). As localidades, os dados de filogenia e cladograma de táxons provém do trabalho de revisão e filogenia para *Chlorus* de Cigliano & Lange (2006). Neste trabalho foi feita a análise cladística e revisão morfológica para o gênero sendo descritas três espécies novas.

### 2.3 *Coccoderus* Buquet, 1840.

Este gênero monofilético de besouros apresenta 10 espécies restritas à América do Sul ocorrendo da Venezuela à Argentina. As espécies deste gênero ocorrem em toda a Região Neotropical (*sensu* Morrone, 2001) com exceção da Caatinga e Mata Atlântica (Monné, 2005). Segundo esta autora, das 10 espécies, 7 ocorrem em simpatria na sub-região Chaquenha. *C. biguttatus*, *C. sicki* e *C. speciosus* encontram-se apenas no Cerrado. Por outro lado *C. bisignatus* e *C. guianensis* ocorrem apenas na sub-região Amazônica e *Coccoderus amazonicus* é a única que ocorre tanto na sub-região amazônica quanto na Chaquenha. As demais espécies estão associadas à sub-região caribenha. Monné (2005) inclui uma análise cladística para o grupo na qual a monofilia é suportada por cinco sinapomorfias. As localidades utilizadas no presente trabalho foram retiradas do trabalho de Monné e do sítio Global Facility.

#### 2.4 *Dichromatos* Cigliano, 2007.

Este gênero foi descrito por Cigliano (2007) em sua revisão para *Eurotettix* que foi baseada em caracteres morfológicos e cariotípicos, dividindo o gênero em dois. *Eurotettix* ficou composto por 12 espécies e *Dichromatos* por quatro espécies. Este gênero está distribuído no Sudeste do Brasil, Leste do Paraguai e nordeste da Argentina (Província Paranaense). Neste trabalho foi realizada uma análise cladística para *Dichromatos* e *Eurotettix*.

#### 2.5 *Eurotettix* Bruner, 1906.

*Eurotettix* é um gênero de gafanhotos da família Melanoplinae. Esta família é a maior no Novo Mundo e tem seu maior número de espécies em comunidades em climas temperados (Cigliano, 2007). Segundo Cigliano (2007), *Eurotettix* seria monofilético baseado em características da genitália do macho juntamente com *Iscotussa* Giglio-Tos, *Leiotettix* Bruner, *Atrachelacris* Giglio-Tos, *Ronderosia* Cigliano e *Chlorus* Giglio-Tos. Porém, como a monofilia está baseada em apenas uma sinapomorfia, a autora prefere não afirmar com certeza quanto a isso. Este gênero inclui 10 espécies que são distribuídas no Nordeste da Argentina, Sudeste do Brasil e Leste do Paraguai nas províncias biogeográficas do Paraná e Cerrado (Morrone, 2001). Os dados compilados foram retirados do trabalho de revisão de *Eurotettix* (Cigliano, 2007).

#### 2.6 *Parapsaenythia* Friese, 1908

*Parapsaenythia* é um gênero de abelhas da tribo Protandrenini. Sua distribuição é exclusiva da América do Sul, ocorrendo no Brasil, Argentina, Paraguai e Bolívia (Ramos & Melo, 2006). *Parapsaenythia* tem sua distribuição associada a ambientes xéricos, ocorrendo desde o Chaco até a Caatinga, com exceção de *P. serripes* que ocorre na mata Atlântica. Segundo os autores não há ocorrência de espécies neste grupo no Cerrado. Este gênero é considerado monofilético (Rosen 2003 *apud* Santos & Melo, 2006), baseado em dados moleculares, quando excluído o gênero *Neffapis* de sua tribo. As localidades e os dados de filogenia foram retirados do trabalho de Ramos & Melo (2006), onde foram descritas quatro novas espécies para o gênero. Esta análise cladística foi baseada em 65 caracteres morfológicos externos de adultos e da terminália dos machos (Ramos & Melo, 2006).

## 2.7 *Thylacoderes* Solier, 1844.

*Thylacoderes*, pertence a tribo Neotropical Praocini, habita ambientes áridos e semi-áridos da América do Sul (Flores, 2000). As localidades e dados de filogenia para as quatro espécies (sendo duas novas) deste gênero foram obtidos do trabalho de revisão e sistemática na Argentina feita por Flores (2000). Os pontos de coleta do material examinado estendem-se na porção central e norte deste país, nas províncias da Catamarca, La Rioja, San Juan, Mendoza e Entre Rios. Estas, por sua vez, compreendem as províncias biogeográficas Monte, Chaco e Espinal. Não foram encontrados dados de distribuição de outras espécies deste gênero para outros países da América do Sul. Para a análise cladística de *Thylacoderes* foram utilizados 75 caracteres da morfologia externa como genitália do macho e da fêmea. A monofilia do gênero está indicada por 13 sinapomorfias.

## 3. Vertebrados:

### 3.1 *Apostolepis* Cope, 1812.

*Apostolepis* faz parte da família Colubridae. Este gênero de cobras fossoriais é formado por um clado de aproximadamente 30 espécies. Porém a taxonomia deste gênero é complexa e existem espécies pobremente descritas (Ferrarezzi *et al.*, 2005). Os dados de filogenia e cladograma de táxons são oriundos deste mesmo trabalho. As localidades, por sua vez, foram compiladas no trabalho supracitado, no levantamento faunístico para a Bolívia (Dirksen & De la Riva, 1999) e no sítio Global Facility. Ferrarezzi *et al.* (2005) realizaram as análises morfológica e cladística. Nesta última os autores consideraram três

grupos monofiléticos: *assimilis* composto por *Apostolepis assimilis*, *A. cearensis* e *A. ammodites* e os dois grupos considerados outgroups, *dorbignyi* (*A. dorbignyi*, *A. multincta*), grupo externo mais próximo e *flavotorquata* (*A. flavotorquata*, *A. pyymi*), grupo externo mais distante. Para esta análise foram utilizados 31 caracteres, sendo 29 baseados na morfologia e 2 em dados ecológicos e de distribuição. As espécies listadas pelos autores ocorrem no Nordeste, Centro e Sudeste do Brasil, principalmente nos biomas do Cerrado e Caatinga.

### 3.2 *Callomys* Waterhouse, 1837.

*Callomys* é um gênero monofilético de pequenos roedores composto atualmente por 12 espécies distribuídas na América do Sul, exclusivamente nos biomas secos: Cerrado, Caatinga, Chaco, Pampas, Llanos da Venezuela e Puna (Almeida *et al.*, 2006). A filogenia das espécies do gênero foi baseada em seqüências do citocromo *b*. Contudo, a monofilia do gênero foi apresentada anteriormente por Engel *et al* (1998 *apud* Almeida *et al.*, 2006) e está baseada em quatro genes mitocondriais. Segundo Hershkovitz (1962 *apud* Almeida *et al.*, 2006) baseado em dados morfológicos, o gênero continha quatro espécies. Engel *et al.* (1998 *apud* Almeida *et al.*, 2006) a partir da análise filogenética estabeleceu que este gênero é monofilético e conteria 12 espécies. Os pontos de ocorrência das espécies deste gênero foram retirados a partir da análise biogeográfica feita por Almeida *et al* (2006) e do sítio Global Facility.

### 3.3 *Thrichomys* Trouessart, 1880.

Este gênero habita regiões abertas no Paraguai, e Brasil nos estados Bahia, Pernambuco, Minas Gerais, Goiás e do Ceará a Pernambuco nas regiões correspondentes ao Chaco, Cerrado e Caatinga (Braggio & Bonvicino, 2004). A monofilia de *Thrichomys* foi baseada na análise molecular de seqüências do gene mitocondrial citocromo *b* e concluiu-se que este gênero é monofilético e composto por quatro espécies: *T. pachyurus*, *T. inermis*, *T. apereoides*, e *Thrichomys sp. nov.* A filogenia deste gênero foi obtida no trabalho de Braggio & Bonvicino (2004). As localidades para as espécies foram também oriundas do mesmo trabalho, exceto para *T. apereoides* onde obteve-se mais dados no sítio Global Biodiversity Information Facility.

### 3.4 *Thylamys* Gray, 1843.

Diferentemente de outros gêneros da família, *Thylamys* está distribuído em habitats abertos e xéricos na América do Sul. *Thylamys* é um gênero monofilético de marsupiais composto por seis espécies ocorrentes no centro e sul da América do Sul com a seguinte distribuição: *T. velutinus* (Cerrado e Caatinga no Brasil), *T. pusilla* (Chaco e Monte), *T. venusta* (Andes oriental, sul da Bolívia e norte da Argentina), *T. pallidor* (Andes, sul do Peru, norte do Chile, Argentina e oeste da Bolívia acima de 3500m), *T. elegans* (Costa e centro do Chile e Peru) (Palma *et. al.*, 2002). A filogenia foi apresentada por Palma *et. al.* (2002) para cinco das seis espécies do grupo devido às poucas amostras de *T. velutinus* e baseada em seqüências do gene mitocondrial do citocromo *b*. As localidades para as cinco espécies foram retiradas do sítio Global Biodiversity Information Facility.

### **3.3 Montagem do Banco de Dados**

Foi confeccionado um banco de dados, dos dados distribucionais, composto pelos nomes dos táxons (gênero e espécie), País, Estado, Localidade e coordenadas geográficas (latitude e longitude em valores decimais).

Os dados de Georeferenciamento foram obtidos de sítios como Global Gazetteer e Fuzzy Gazetteer, para localidades tanto para o Brasil como para os demais países. Algumas coordenadas de alguns pontos de coleta não foram encontrados sendo estes, conseqüentemente, descartados da análise.

Depois de compilados os dados foram confeccionados mapas de distribuição dos táxons pelo software Arc View GIS (ESRI, 1999). Posteriormente os pontos distribucionais foram ligados pelo critério da distância geográfica mínima pela extensão Trazos2004 (ESRI 2004; Parra, 2007). Os mapas no formato de arquivo “shapefile” foram então transportados para o programa Arc GIS (ESRI, 2004) para o tratamento das imagens dos mapas presentes na seção da discussão neste trabalho.



## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. Análise pan-biogeográfica

#### 4.1.1. Pan-biogeografia e homologia biogeográfica.

Para esta etapa da análise foram utilizados 12 gêneros e obtidos 31 traços generalizados e três nós biogeográficos. A história de cada gênero foi discutida separadamente .

#### 1. Grupo das Plantas

##### 1.1 *Camarea*

Para o gênero *Camarea* foram encontrados nove traços generalizados e três nós biogeográficos (Fig. 4). Dentre os traços generalizados, os mais bem suportados são os de número 3 e 4, formados por três e quatro espécies, respectivamente. Também merece destaque a região do planalto central que aloca dois traços generalizados e dois nós biogeográficos.

Os traços individuais de espécie mostram a relação entre as províncias da Caatinga e do Cerrado (Fig 2). Os traços generalizados indicam uma região de diversificação pela presença dos dois traços com maior suporte na região limítrofe entre a província da floresta do Paraná e o Cerrado.

Mamede & Mayo (1991: 500) sugeriram que *Camarea* foi dividido em dois clados, o primeiro composto por *C. sericea*, *C. ericoides* e *C. linearifolia* e o segundo composto por dois outros clados *C. axilaris* e *C. elongata* e o clado das espécies apicais, *C. affinis*, *C. hirsuta* e *C. affinisxhirsuta*. *Camarea sericea* é grupo irmão das espécies restantes do clado (Fig. 3), possui origem no planalto central do Brasil. Isso se deve ao fato que esta espécie ocorre na região de Goiás, próximo a região do máximo de diversificação do gênero. A distribuição disjunta da espécie *C. affinis* é explicada pelas mudanças climáticas do Quaternário. Mamede & Mayo (1991) sugerem que a especiação ocorreu por vicariância, pois a distribuição das espécies do clado *C. axilaris* – *C. elongata* seguem a cadeia de montanhas da serra do espinhaço e da Chapada Diamantina, o que propiciaria à diferenciação do clado formado por *C. affinis*, *C. hirsuta* e *C. affinisxhirsuta*.

Foi encontrada pelos traços individuais e generalizados grande riqueza na região do planalto central, corroborando a hipótese que esta área poderia ser um centro de diversificação (Mamede & Mayo, 1991). Porém os traços generalizados que ocorrem no

Cerrado e floresta do Paraná são compostos por espécies de todos os clados o que poderia indicar duas regiões de diversificação.

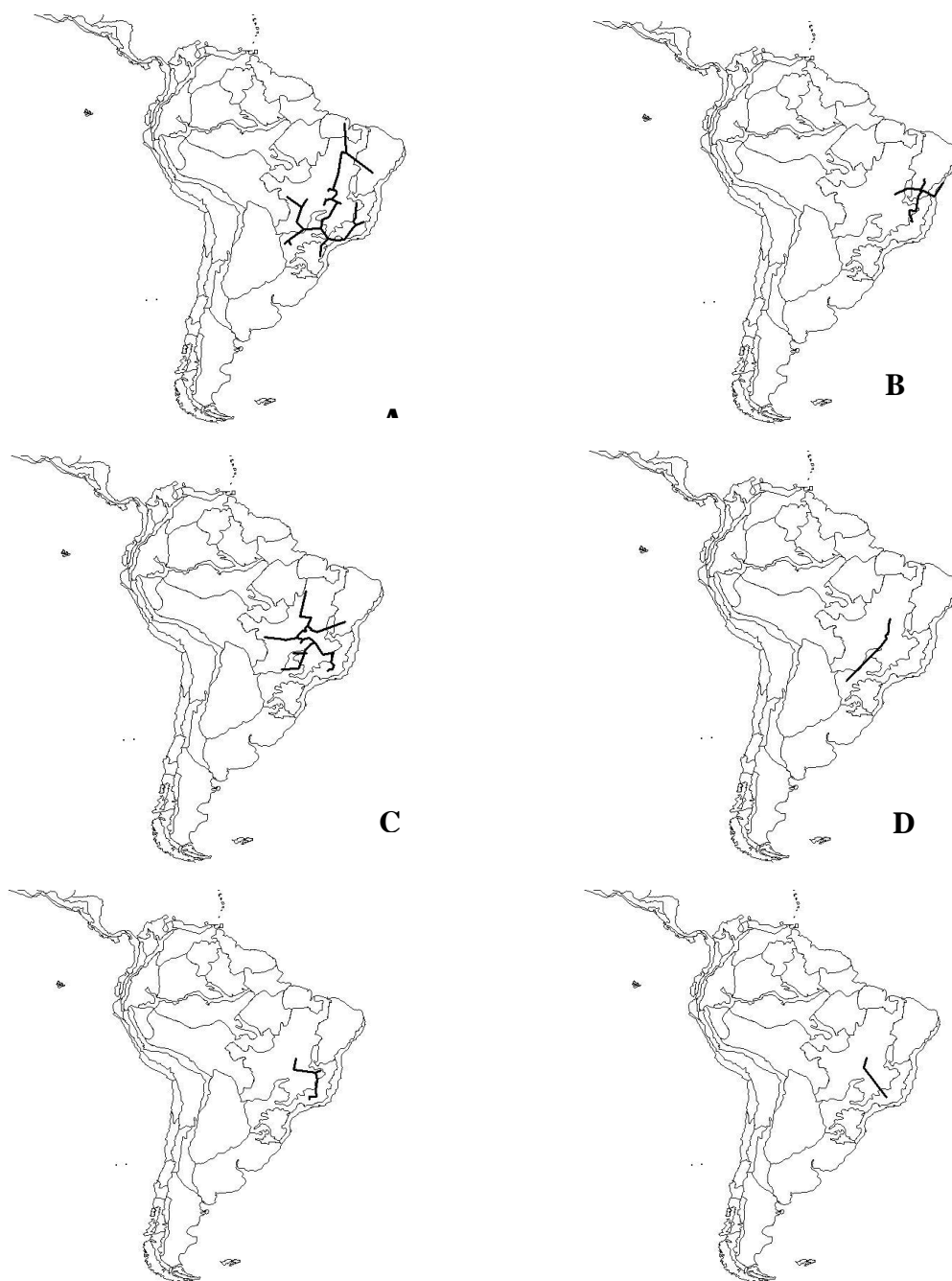


Figura 2. Traços individuais de *Camarea*. A. *Camarea affinis*; B. *Camarea axilaris*; C. *Camarea ericoides*; D. *Camarea affinis* x *hirsuta*; E. *Camarea hirsuta*; F. *Camarea linearifolia*;

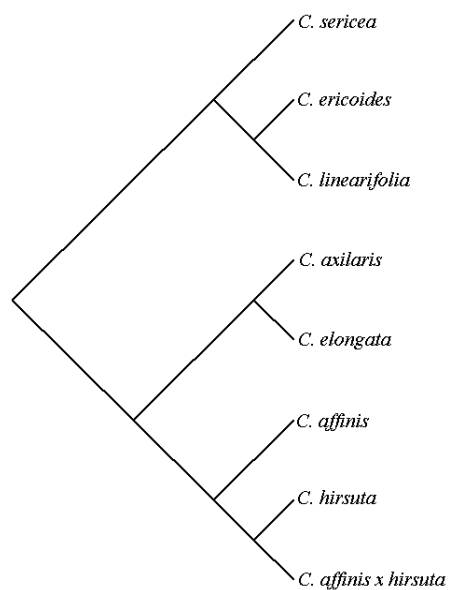


Figura 3. Cladograma do gênero *Camarea* modificado de Mamede *et al* (1990).

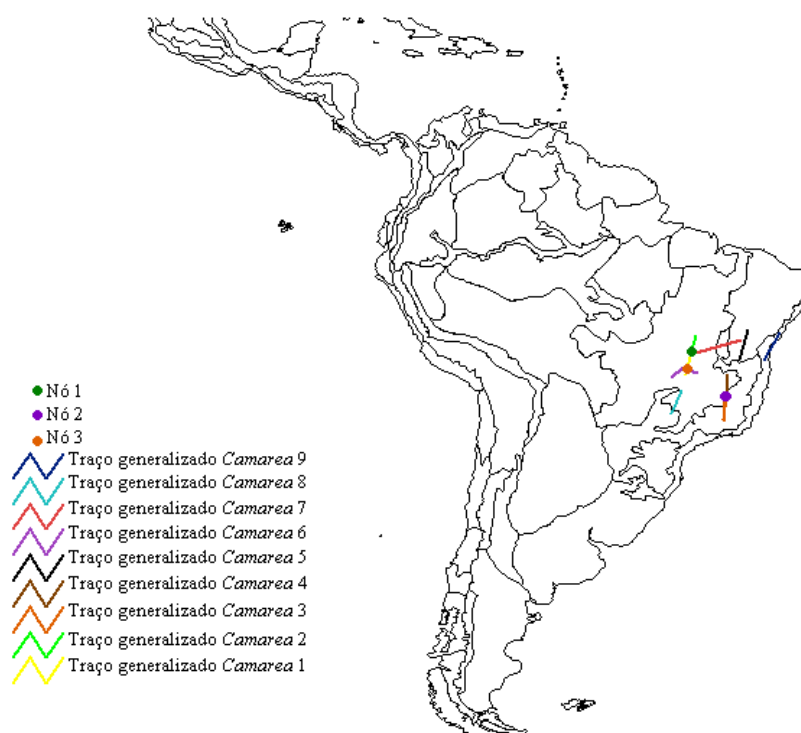


Figura 4. Traços generalizados de *Camarea*: Traço generalizado 1. *C. affinis x hirsuta* + *C. hirsuta*; Traço generalizado 2. *C. affinis x hirsuta* + *C. affinis*; Traço generalizado 3. *C. hirsuta* + *C. affinis* + *C. ericoides*; Traço generalizado 4. *C. hirsuta* + *C. affinis* + *C. axilaris* + *C. sericea*; Traço generalizado 5. *C. sericea* + *C. axilaris*; Traço generalizado 6. *C. ericoides* + *C. affinis*; Traço generalizado 7. *C. axilaris* + *C. ericoides*; Traço generalizado 8. *C. affinis* + *C. ericoides*; Traço generalizado 9. *C. sericea* + *C. axilaris*. Nôs: a: Traço1 + Traço 6; b: Traço 3 + Traço 4; c: Traço1 + Traço 2 + Traço 7.

## 2. Grupo dos Insetos

### 2.1 *Caenonomada*

Não foram encontrados traços generalizados para o gênero *Caenonomada*, porém os traços individuais (Fig. 5) são congruentes com a hipótese filogenética proposta por Zanella, (2002) (Fig 6) e mostram a relação de homologia primária entre as províncias do Chaco, Cerrado e Caatinga. A espécie basal *C. unicalcarata* apresenta distribuição na província da Caatinga estando as espécies apicais distribuídas no Cerrado e Chaco, respectivamente.

O autor propõe a história das áreas secas pelo padrão encontrado no cladograma de táxon área do gênero. Foram sugeridos dois eventos de vicariância, o primeiro ocorreu na região central do Brasil (nas regiões de Minas Gerais e Goiás), dividindo a população ancestral de *Caenonomada* em duas, uma nordeste e outra sudeste. O segundo evento vicariante teria separado esta última, sendo uma a ancestral de *C. labrata* no Brasil Central e a outra, a ancestral de *C. bruneri* (espécie apical, distribuída na província do Chaco) (Zanella, 2002). O autor sobrepôs as áreas de distribuição do gênero com a cladograma de área de Amorim & Pires (1996) e observou incongruência. Perante este fato Zanella (2002) sugeriu que esta incongruência indicaria que as biotas em questão representam histórias diferentes. O autor também sugeriu que fosse feita a análise de traços para o reconhecimento da homologia espacial e postulou que o gênero estaria associado a ambiente xéricos. Zanella, (2002) sugeriu que a hipótese filogenética de Amorim & Pires, 1996 para o relacionamento das áreas secas seria mais representativa para uma biota ancestral de ambientes mais úmidos. O autor postulou que os eventos vicariantes para as espécies do gênero de locais xéricos, não seriam os mesmos de organismos associados a florestas úmidas.

Morrone (2001) em seu livro “Biogeografía de la América Latina y el Caribe” propôs o relacionamento das áreas da região Neotropical. O padrão encontrado por meio da análise de traços para este gênero, não apenas corroborou a relação entre as províncias da sub-região Chaquenha como verificou a hipótese postulada e não testada de Zanella (2002). É claramente visível a associação suportada por filogenia de um grupo e o padrão histórico das áreas secas. Esta hipótese se mostrou mais coerente com o cenário evolutivo de

*Caenonomada*, uma vez que este gênero apresenta distribuição exclusiva nas áreas secas, cuja história já está desatrelada dos ambientes úmidos desde o período Quaternário.



Figura 5. Traços individuais de *Caenomada*.

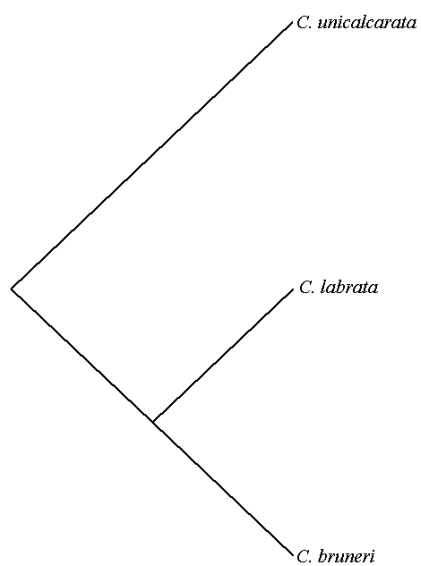


Figura 6. Cladograma de *Caenomada* modificado de Zanella (2002).

## 2.2. Complexo *Chlorus*, *Eurotettix* e *Dichormathus*

Foi encontrado um traço generalizado para *Chlorus* formado pelas espécies basais *C. borelli* e *C. spatulus* na província do Chaco (Fig. 9). Este traço generalizado, juntamente com os traços individuais (Fig. 7), corroborou o padrão da filogenia (Fig. 8) deste gênero. As espécies basais do gênero estão alocadas na província do Chaco e suportam o traço generalizado de *Chlorus*. O clado das espécies apicais apresenta um padrão distribucional nas áreas do Cerrado e sul do Chaco.

O gênero *Eurotettix* apresenta apenas um traço generalizado (Fig. 11) suportado pelas espécies basais *E. minor* e *E. femoratus* na região sul do Chaco. As espécies apicais do gênero estão distribuídas nas províncias do Cerrado e Caatinga (Fig. 10).

*Dichormathos* apresentou dois traços generalizados alocados nas províncias do Pampa e Araucária respectivamente (Fig 14). O traço número 1, localizado na floresta do Paraná, corroborou a topologia do cladograma (Fig. 13) do gênero pois é formado por duas espécies (*D. lilloanus* e *D. corupa*). O traço 2 por outro lado é formado por uma espécie apical e outra basal (*D. Montanus* e *D. corupa*). O traço 1 principalmente, poderia indicar uma zona de diversificação e quebra do clado da espécie mais basal e origem das espécies mais apicais a partir de *D. lilloanus*.

Os traços generalizados formados pela sobreposição dos traços individuais dos gêneros irmãos *Chlorus* e *Eurotettix* (Fig. 15) mostram uma região de possível vicariância na província do Chaco. Este traço é formado por espécies dos clados tanto basais quanto apicais de *Chlorus*, mas é suportado apenas por espécies basais de *Eurotettix*. O que indica a quebra não somente dentro de cada gênero como também do clado dos gêneros irmãos *Chlorus* e *Eurotettix*. Foi também formado um traço generalizado pela espécie apical *Dichormathos shrottky* e a basal do seu gênero irmão *Chlorus*, *C. spatulus*. Esta relação entre gêneros irmãos sugere uma área de diversificação na região da fronteira entre a floresta do Paraná e Araucária.

Segundo Cigliano & Lange (2007: 12), a distribuição das espécies basais na região do Chaco e na fronteira com a floresta do Paraná e das espécies apicais no Cerrado indicaria uma relação da Sub-região Chaquenha com a sub-região Amazônica e do Paraná.

Este padrão indicaria um evento vicariante que ocorreu na sub-região Chaquenha no Terciário. Os autores inferem que a distribuição de alguns táxons reflete a disjunção entre a

províncias da Amazônia e do Paraná e que as espécies na Sub-região Chaquenha seriam mais recentes.

O padrão formado por traços individuais de *Chlorus* e *Dichromathos* e por *Chlorus* e *Eurotettix* é congruente com a topologia do clado destes três gêneros irmãos. De fato, as espécies do gênero *Dichromathos* estão localizadas em províncias da sub-região do Paraná como floresta do Paraná e Araucária. Dentro do gênero *Dichromathos* apenas a espécie apical, mais proximamente relacionada com *C. bordelli* está alocada na província do Pampa. *Chlorus*, está alocado nas províncias do Chaco, Pampa e Cerrado, sendo que sua espécie apical apresenta o traço individual alocado quase que inteiramente na província do Cerrado. *Eurotettix* (gênero apical) repete o padrão ao apresentar suas espécies basais sobrepostas no traço generalizado com as espécies apicais do gênero irmão *Chlorus* (cujo relacionamento filogenético é mais próximo) na província do Chaco. Os traços individuais das espécies apicais de *Eurotettix* estão distribuídos no Cerrado e também alocados em outras províncias da Sub-região Chaquenha, como a Caatinga. Isso corroborou o padrão descrito pelos autores de que, em alguns táxons de insetos, a disjunção do componente amazônico e paranaense no Terciário foi um processo vicariante que provocou a posterior expansão de espécies na sub-região Chaquenha. Foi observado que o Chaco foi um centro de expansão importante do clado destes gêneros irmãos.

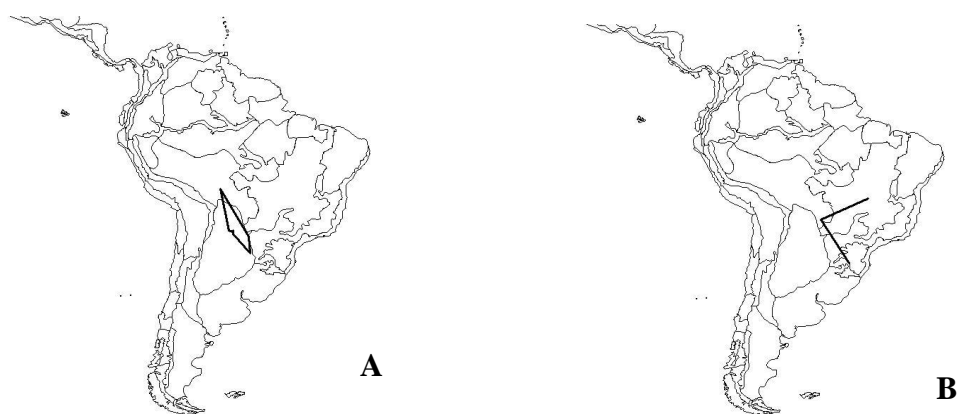


Figura 7. Traços individuais do gênero *Chlorus*: A. *Chlorus bordellii*; B. *Chlorus brunneus*.

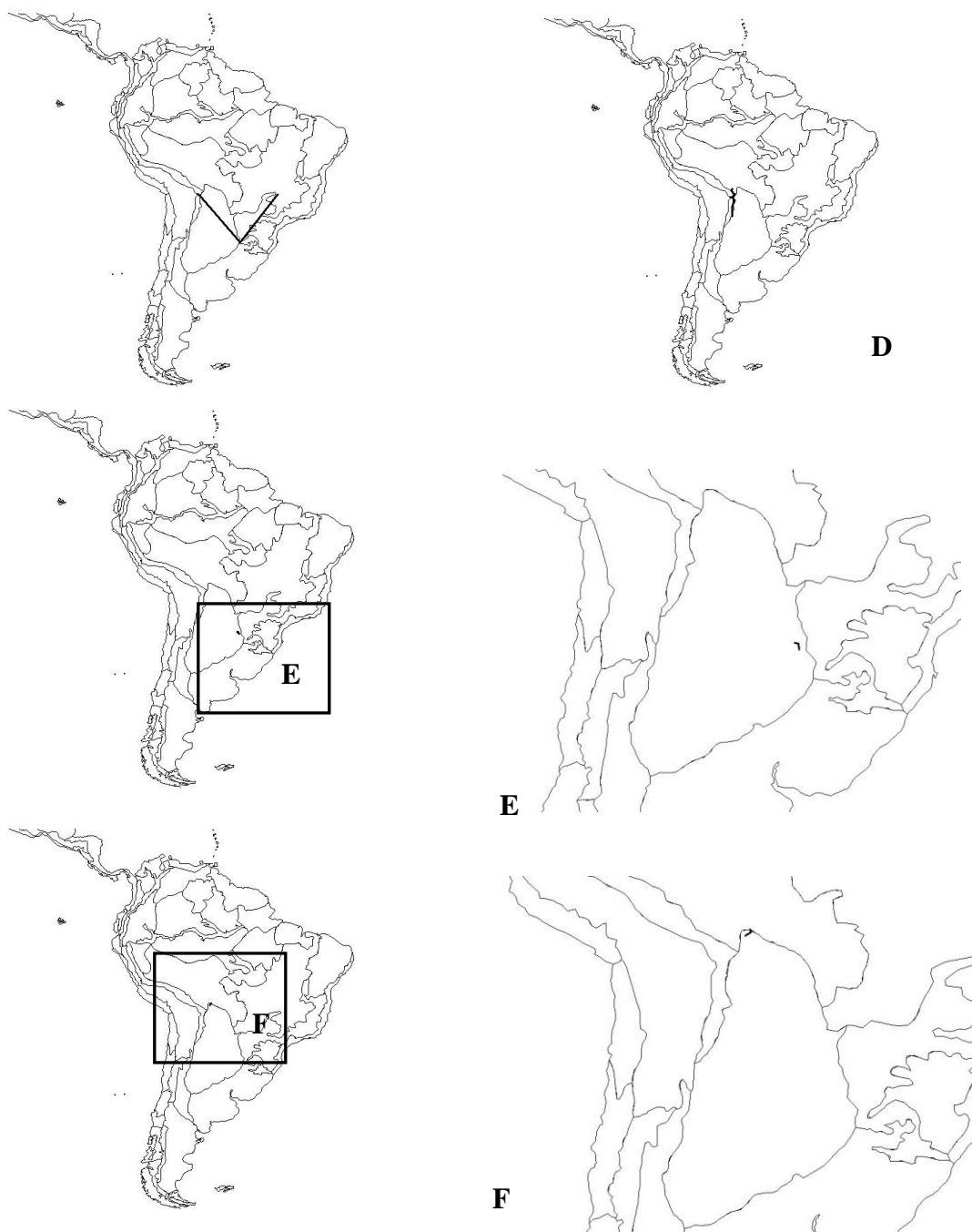


Figura 7 (continuação). Traços individuais do gênero *Chlorus*: C. *Chlorus sapatulus*; D. *Chlorus bolivianus*; E. *Chlorus vittatus*; F. *Chlorus chiquitensis*.



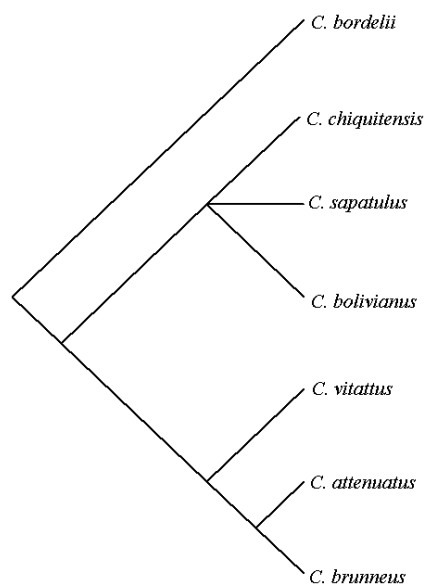


Figura 8. cladograma do gênero *Chlorus* modificado de Cigliano & Lange (2007).



Figura 9. Traço generalizado de *Chlorus*: *Chlorus borelli* + *Chlorus sapatulus*;

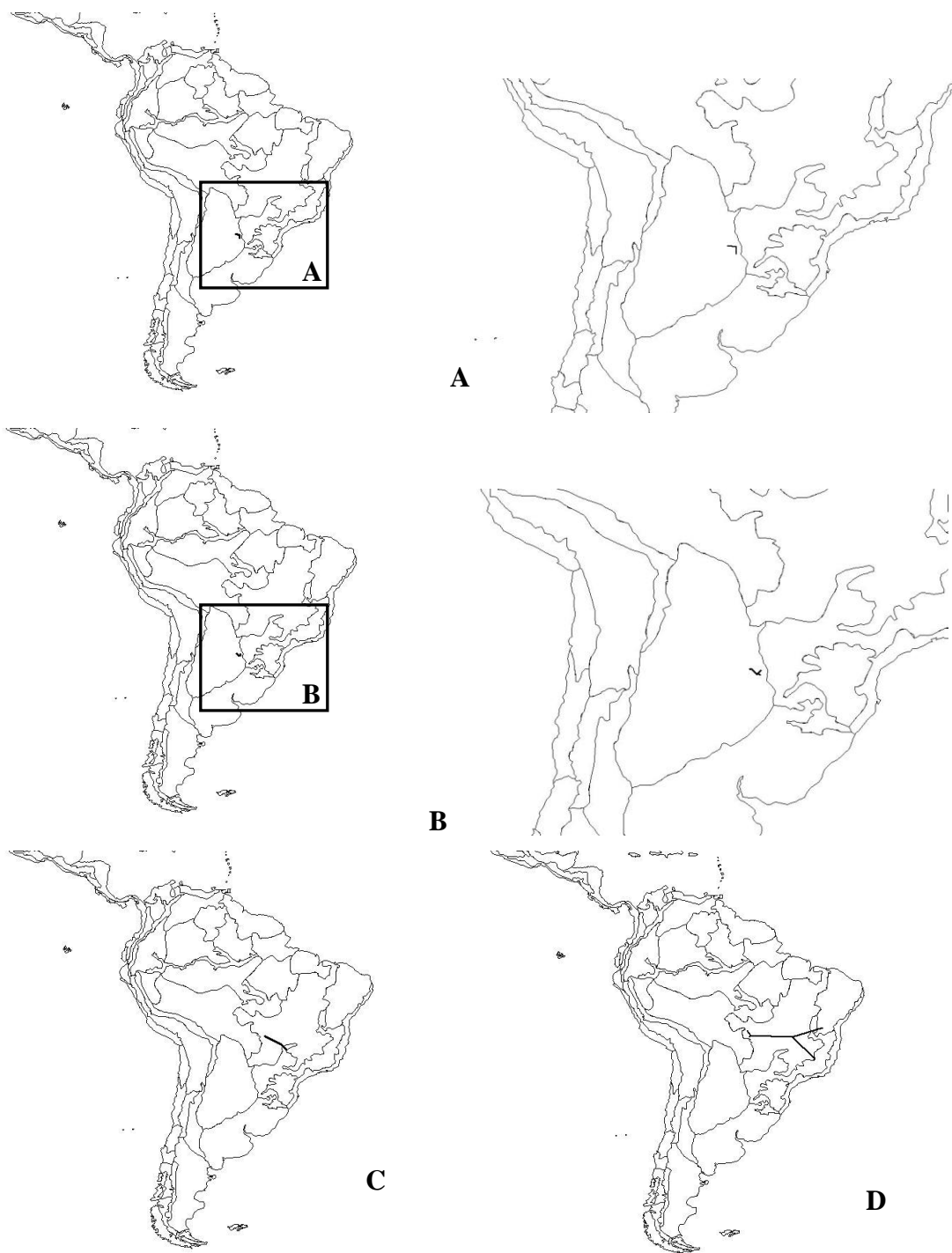


Figura 10. Traços individuais do gênero *Eurotettix*: A. *Eurotettix femoratus*; B. *Eurotettix minor*; C. *Eurotettix raphelandrum*; D. *Eurotettix robustus*.

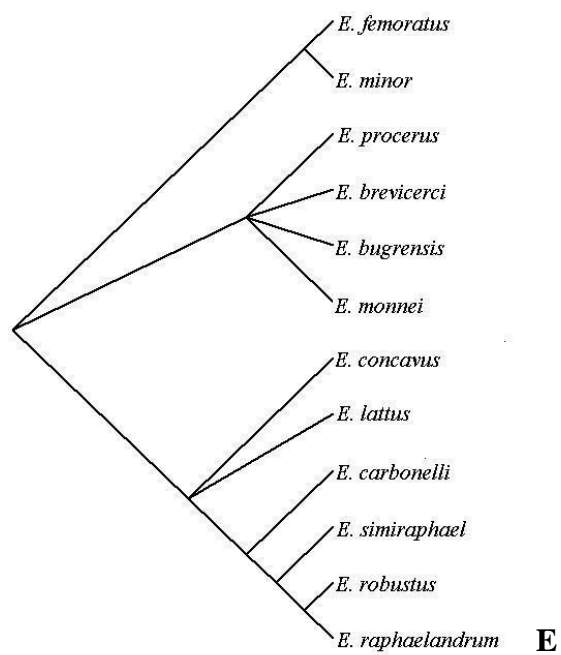


Figura 10 (continuação). E. Cladograma do gênero *Eurotettix* modificado de Cigliano & Lange (2007).



Figura 11. Traço generalizado do gênero *Eurotettix*. *E. minor* + *E. femoratus*

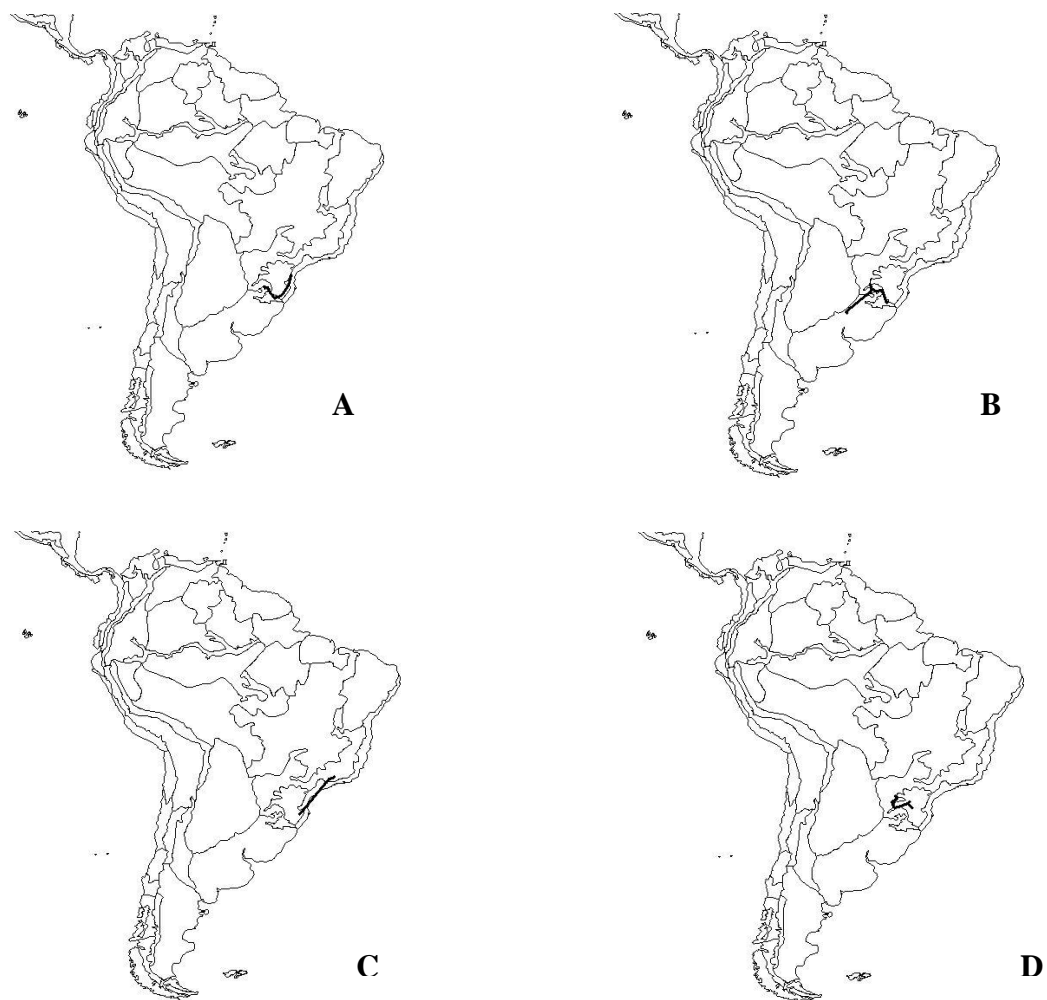


Figura 12. Traços individuais do gênero *Dichromathos*: A. *Dichromathos. corupa*; B. *Dichromathos. lilloanus*; C. *Dichromathos. montanus*; D. *Dichromathos. schrottkyi*.

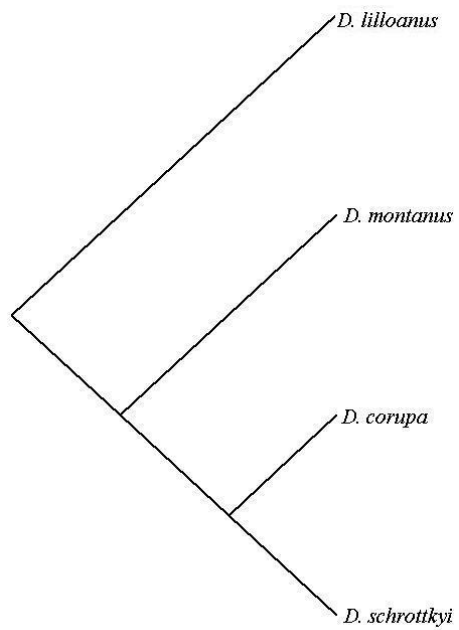


Figura 13. Cladograma do gênero *Dichromathos*. modificado de Cigliano & Lange (2007).

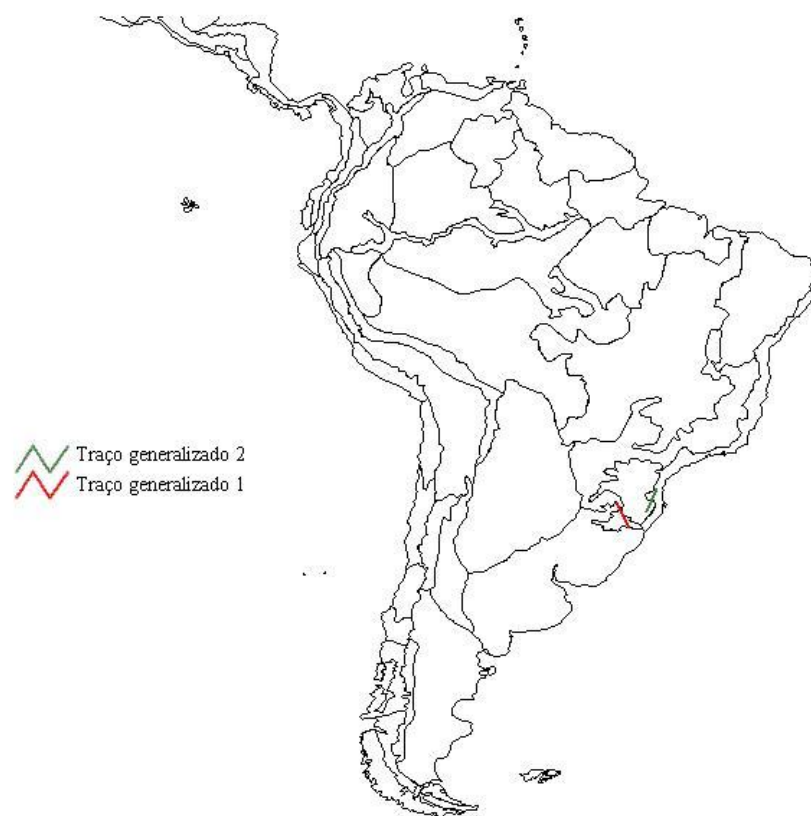


Figura 14. Traços generalizados do gênero *Dichromathos*. *Dichromathos lilloanus*+ *Dichromathos corupa*; 2: *Dichromathos montanus*+ *Dichromathos corupa*.

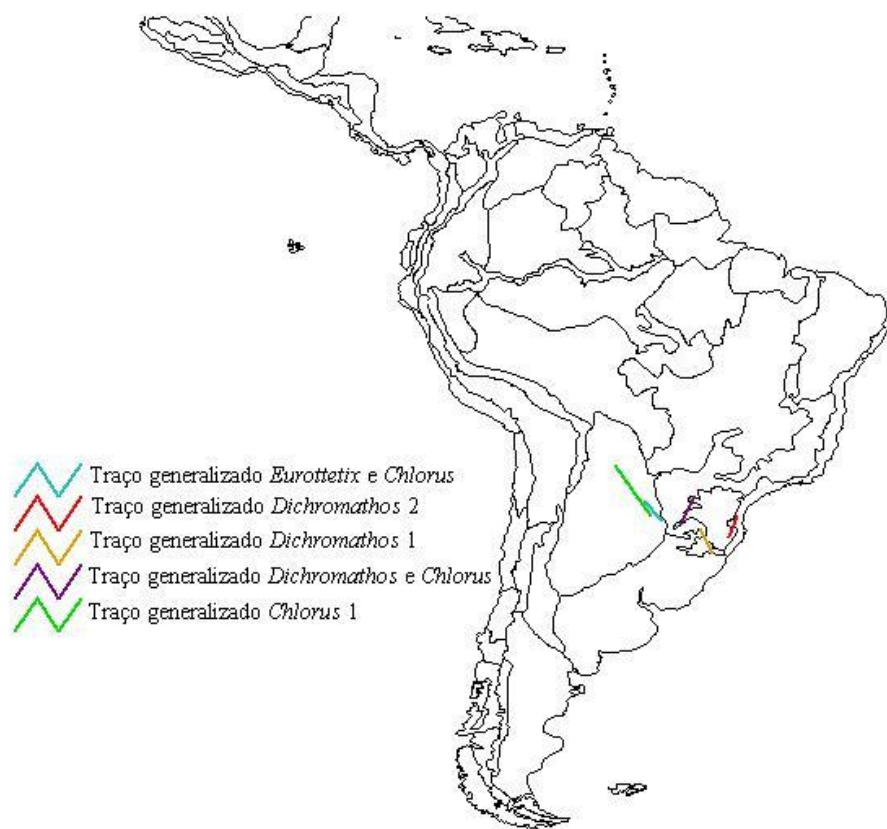


Figura 15. Traços generalizados formados pela junção dos gêneros irmãos *Chlorus* e *Eurotettix*. Traço generalizado *Chlorus* e *Eurotettix*. *Chlorus borelli* + *Chlorus sapatulus* + *Chlorus vittatus* + *E.minor* + *E. femoratus*; Traço generalizado *Dichromathos* e *Chlorus*. *Dichromathos shrotsky* + *Chlorus. spatulus*. Traços generalizado de *Chlorus* 1. *Chlorus borelli* + *Chlorus sapatulus*; Traço generalizado de *Dichromathos*: 1. *Dichromathos lilloanus*+ *Dichromathos corupa*; 2. *Dichromathos montanus*+ *Dichromathos corupa*.

### 2.3 *Coccoderus*

O gênero *Coccoderus* foi representado por três traços generalizados, dois no Cerrado e um na Caatinga (Fig. 17). Destes traços o de número 3 na Caatinga merece destaque, pois está suportado por quatro espécies.

O traço generalizado na Caatinga foi formado pela sobreposição de espécies tanto do clado basal do gênero (*C. novempunctatus*) como do apical (*C. longespiniornis*, *C. speciosus* e *C. sicki*). Isso pode sugerir uma zona de expansão para este gênero nos limites entre a Caatinga e o Cerrado.

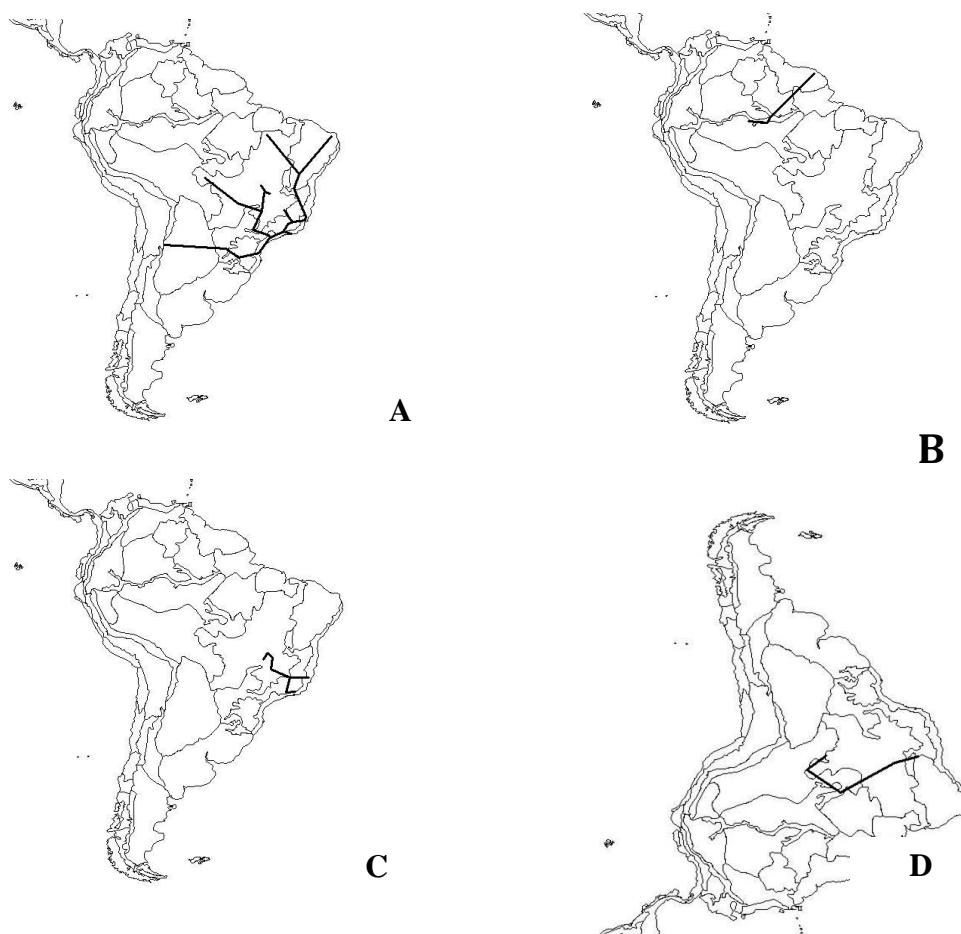


Figura 16. Traços generalizados de *Coccoderus* A. *Coccoderus novempunctatus*; B. *Coccoderus bisignatus*; C. *Coccoderus sexmaculatus*; D. *Coccoderus sicki*.

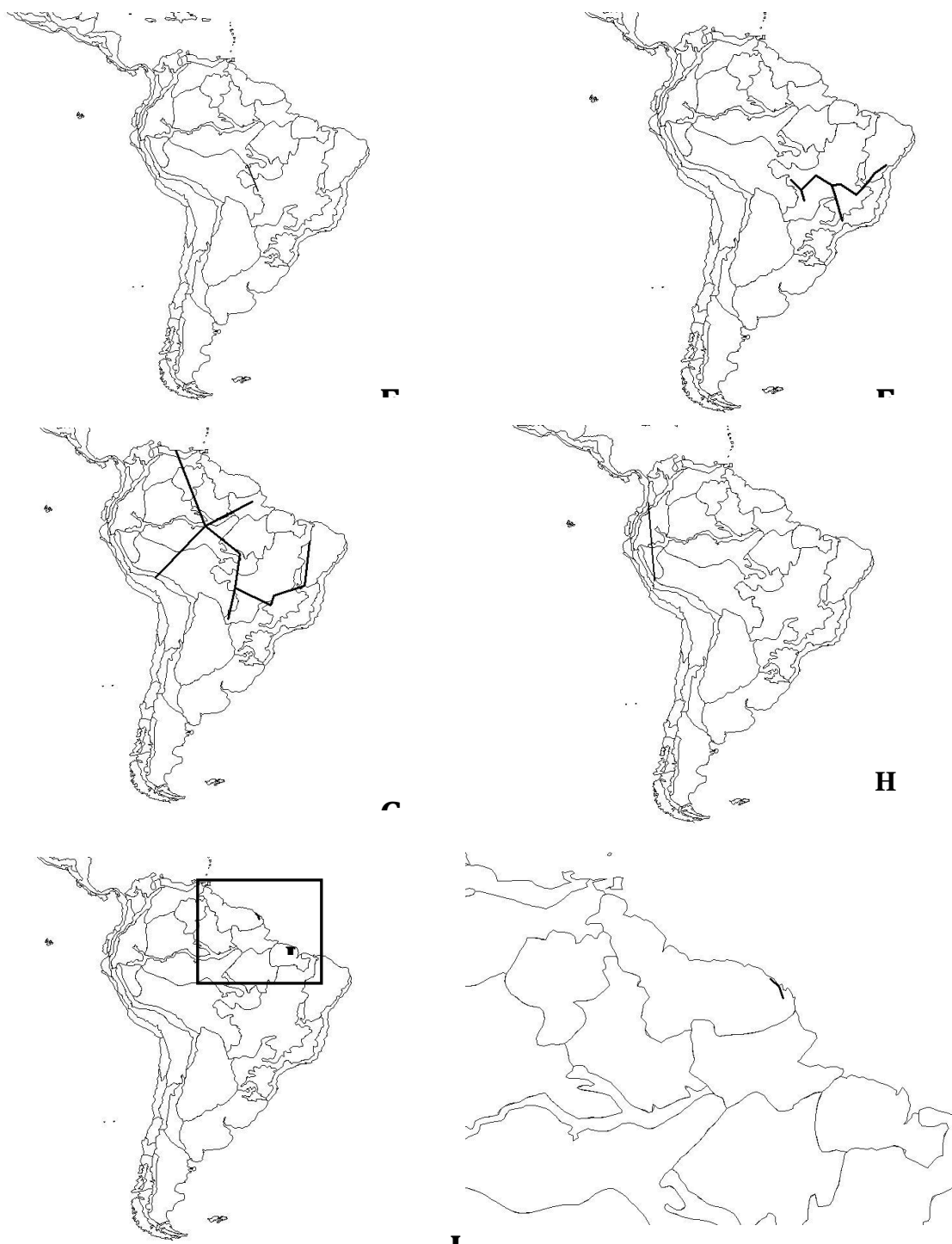


Figura 16 (continuação). Traços generalizados de *Coccoderus*; E. *Coccoderus amazonicus*; F. *Coccoderus speciosus*; G. *Coccoderus longespiniornis*; H. *Coccoderus sexguttatus*; I. *Coccoderus guianensis*.



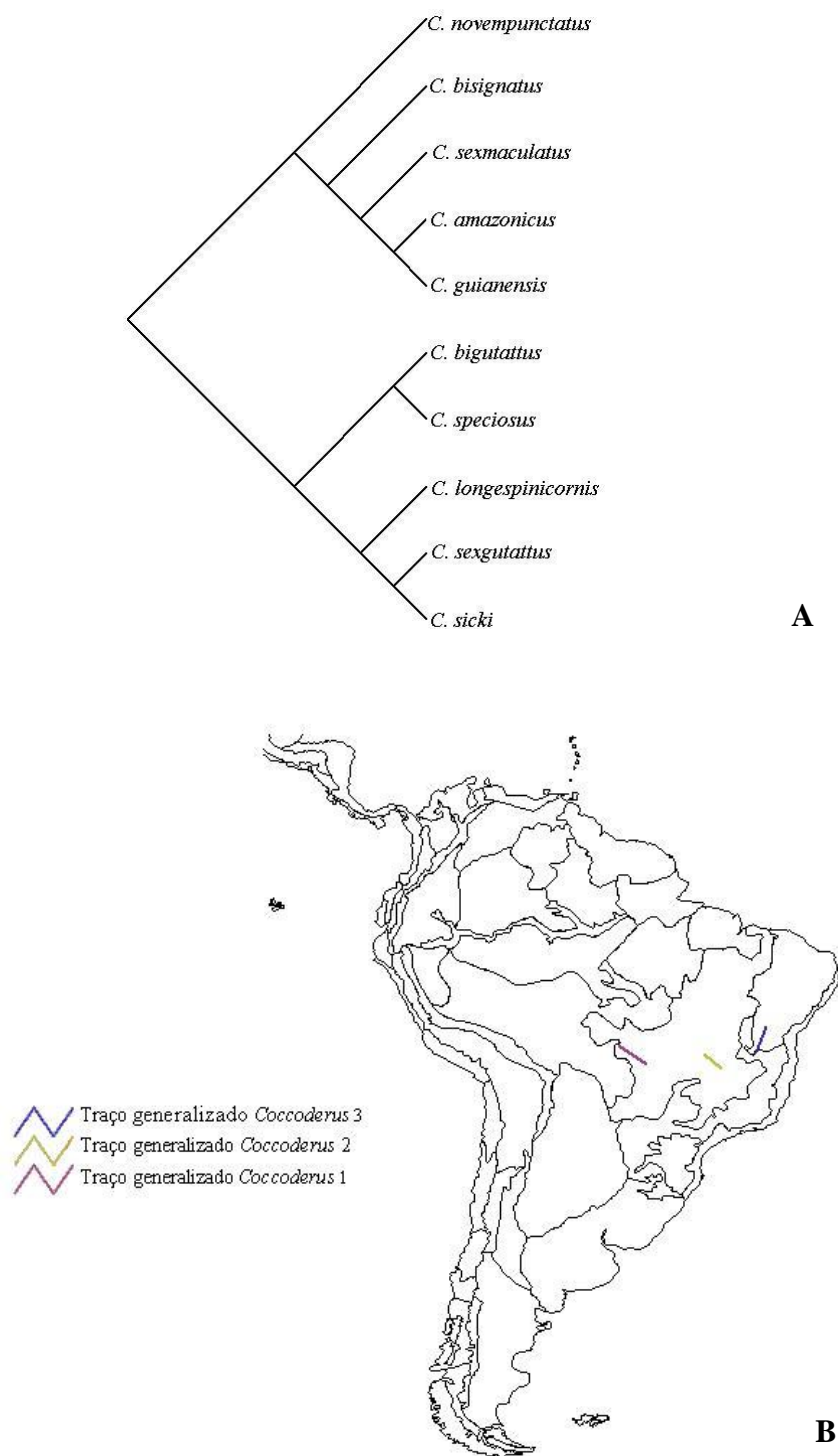


Figura 17. A. Traços generalizados do gênero *Coccoderus*; 1: *Coccoderus novempunctatus* + *Coccoderus longespiniornis* + *Coccoderus speciosus*; 2: *Coccoderus novempunctatus* + *Coccoderus sexmaculatus* + *Coccoderus speciosus*; 3: *Coccoderus novempunctatus* + *Coccoderus longespiniornis* + *Coccoderus speciosus* + *Coccoderus sicki*; B. Cladograma de *Coccoderus* modificado de Monné (2005).

## 2.4 *Parapsaenythia*

Foram encontrados para este gênero quatro traços generalizados (Fig. 20) nas províncias do Chaco, Pampa, Floresta com Araucária, floresta do Paraná e Caatinga. Foi possível visualizar congruência do padrão dos traços individuais (Fig. 18) com o clado de *Parapsaenythia* (Fig. 19).

Ramos e Melo (2006: 55) sugerem que houve três eventos vicariantes que originaram o componente basal formado pelas espécies, *Parapsaenythia inornata*, *Parapsaenythia puncticutis*, *Parapsaenythia paspali* e *Parapsaenythia* sp nov 1 e o componente apical *Parapsaenythia serripes* e *Parapsaenythia* sp. nov. 4. Sendo a semelhança entre as duas últimas espécies causada por um evento vicariante recente.

É corroborado no presente trabalho a relação dos traços individuais de espécie e a topologia do cladograma de *Parapsaenythia*. Primeiramente, as espécies do clado basal *Parapsaenythia inornata* e *Parapsaenythia* sp nov 2. *Parapsaenythia* sp nov 2 está alocada nas províncias do Pantanal, nordeste do Chaco. O segundo componente, *Parapsaenythia puncticutis* e *Parapsaenythia* sp nov 1 encontram-se no Chaco. O clado apical formado por *Parapsaenythia paspali*, *Parapsaenythia serripes* e *Parapsaenythia* sp nov 4 apresentam distribuição que se estende do sul do Pampa até a Caatinga (traço individual de *P. serripes*).

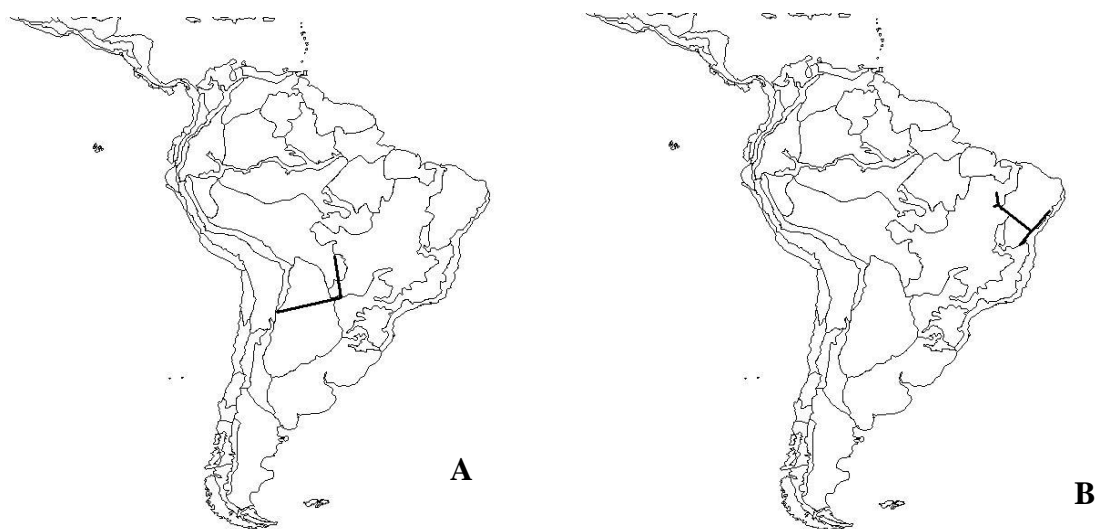


Figura 18. Traços individuais do gênero *Parapsaenythia*: A. *Parapsaenythia* sp nov 2; B. *Parapsaenythia* sp nov 3.

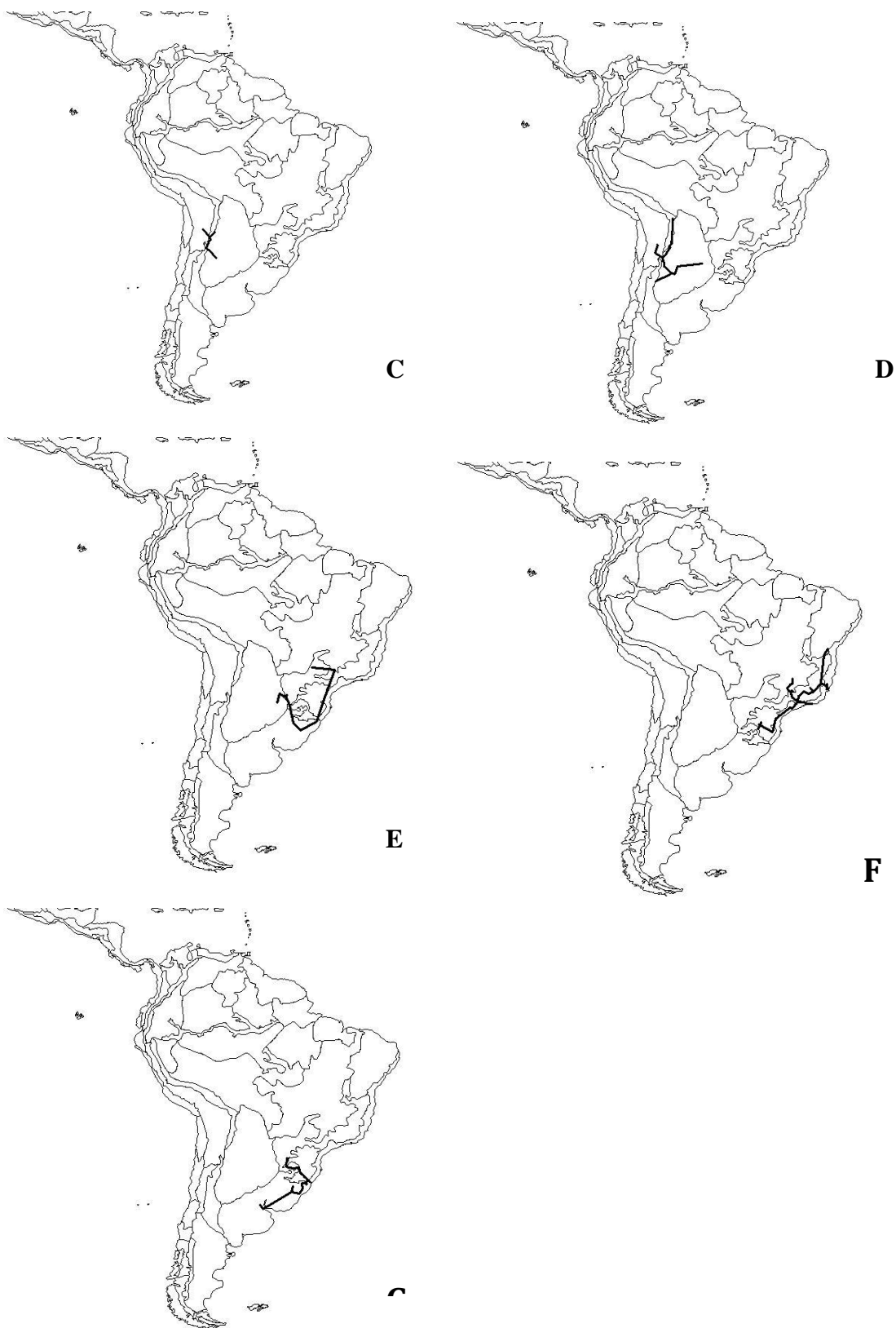


Figura 18 (continuação). Traços individuais do gênero *Parapsaenythia*: C. *Parapsaenythia* sp nov 1; D. *Parapsaenythia puncticutis*; E. *Parapsaenythia. paspali*; F. *Parapsaenythia serripes*; G. *Parapsaenythia* sp nov 4.

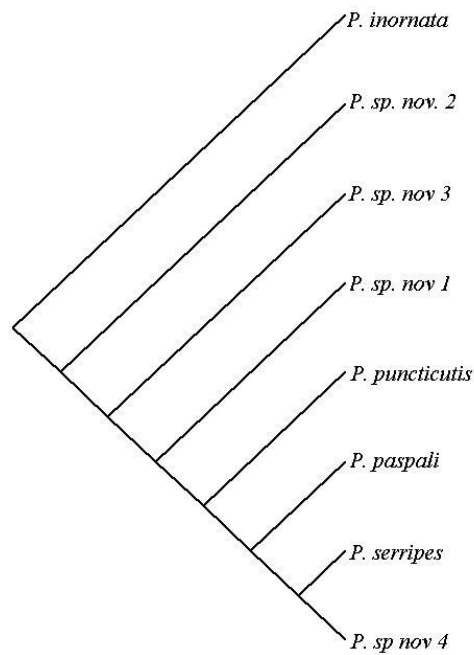


Figura 19. Cladograma do gênero *Parapsaenythia* modificado de Ramos e Melo (2006)

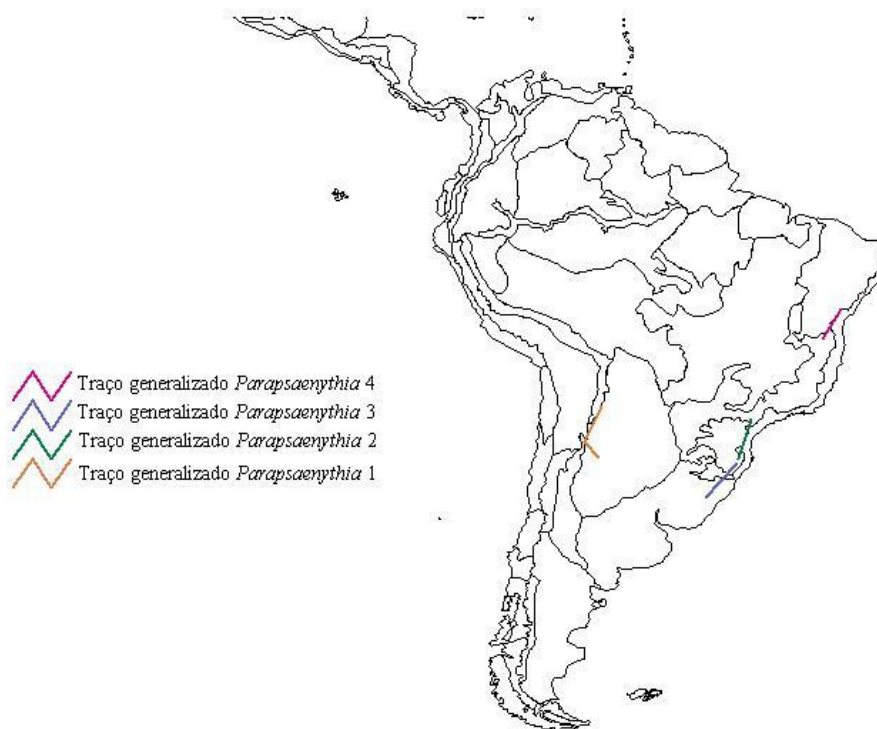


Figura 20. Traços generalizados do gênero *Parapsaenythia*. Traço generalizado 1. *Parapsaenythia* sp nov 1 + *Parapsaenythia puncticutis* Traço generalizado 2. *Parapsaenythia paspali* + *Parapsaenythia serripes*; Traço generalizado 3. *Parapsaenythia* sp nov 4 + *Parapsaenythia paspali*; Traço generalizado 4. *Parapsaenythia* sp nov 3 + *Parapsaenythia serripes*.

## 2.5 *Thylacoderes*

Foram encontrados dois traços generalizados localizados nas províncias de Monte e no Chaco (Fig. 22). O padrão tanto dos traços individuais (Fig. 21) como generalizados do gênero foram congruentes com a topologia do cladograma (Fig. 23).

Foi observado que os traços individuais das espécies basais do clado (*T.sphaericus* e *T. seminulum*) encontram-se exclusivamente na província de Monte. A espécie *T. eumolpioides*, primeira do clado apical ,ocorre nesta província, porém sua distribuição chega ao Chaco onde está distribuída a outra espécie apical,*T. Costatus*. O padrão dos traços generalizados de *Thylacoderes* indica duas quebras do gênero. A primeira, na província de Monte, que representa a cisão dos gêneros em dois clados. A outra seria no Chaco, indicando a distribuição da espécie mais apical (*T. Costatus*). Portanto é sugerida a região ocupada pelo traço generalizado 1 como a região de diversificação para este gênero na província de Monte, e a formação do componente apical na província do Chaco.

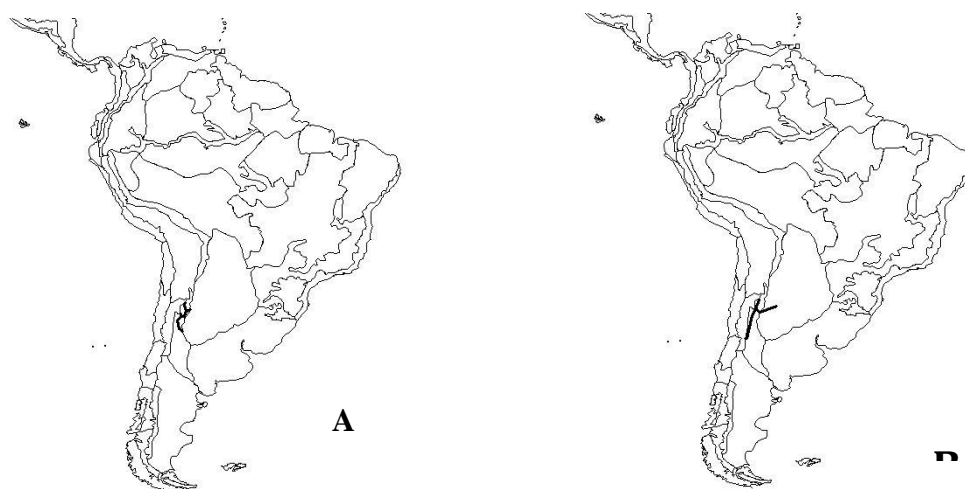


Figura 21. Traços individuais do gênero *Thylacoderes*: A. *Thylacoderes seminulum*; B. *Thylacoderes eumolpioides*.



Figura 21 (continuação). Traços individuais do gênero *Thylacoderes*: C. *Thylacoderes Costatus*.

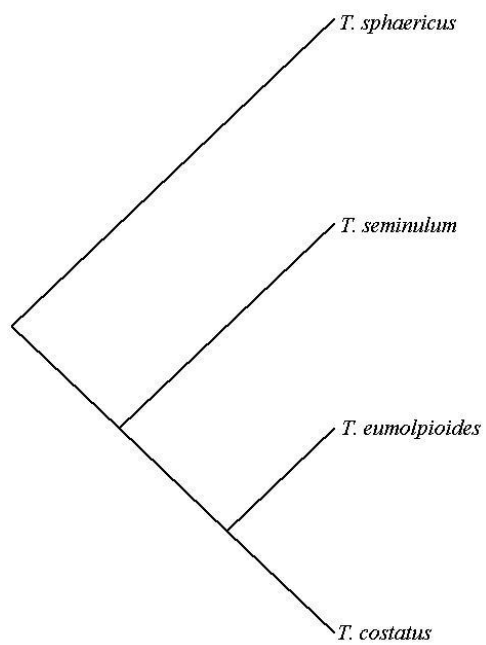


Figura 22. Cladograma do gênero *Thylacoderes*.modificado de Flores (2000).



Figura 23. Traços generalizados do gênero *Thylacoderes*: Traço generalizado 1. *Thylacoderes eumolpioides* + *Thylacoderes seminulum*; Traço generalizado 2. *Thylacoderes eumolpioides* + *Thylacoderes Costatus*

### 3. Grupo dos Vertebrados

#### 3.1 *Apostolepis*

O Cerrado apresenta a maior concentração de traços individuais (Fig. 24) para o gênero, porém há um traço individual na província de Madeira. Os dois traços generalizados (Fig. 26) estão alocados na província do Cerrado. Isso poderia indicar que esta província seria o local de diferenciação para *Apostolepis*.

Ferrarezzi *et al.* (2005) sugeriram um cladograma geral de área para a região do Cerrado dividido em duas porções, sudeste e noroeste e Caatinga no qual o componente noroeste estaria mais relacionado à Caatinga do que com a outra porção do Cerrado. Os autores assumiram vicariância por especiação alopátrica.

É possível visualizar com o método pan-biogeográfico a relação de homologia entre o Cerrado e Caatinga, sendo portanto corroborada a premissa vicariante utilizada pelos autores. As espécies apicais, *A. ammodities* e *A. cearensis*, ocorrem no norte do Cerrado e na Caatinga respectivamente, corroborando o padrão de relação entre o nordeste do Cerrado

e a Caatinga. A espécie basal subsequente no cladograma (*A. assimilis*) ocorre na porção sul desta província. Porém as demais espécies basais cujo padrão é distribuição ampla não são tão explicativas. Estas estão organizadas em grupos compostos de duas ou três outras espécies cuja posição filogenética ainda não está esclarecida (Fig. 25). Foi observado que o grupo basal do clado (*A. flavotorquata*), tem ampla distribuição no Cerrado, não sendo possível portanto observar um padrão distribucional claro. Esta distribuição ampla do grupo *flavotorquata* pode indicar que suas duas espécies, *A. flavotorquata* e *A. pyimi*, teriam originado as espécies *A. assimilis* e *A. ammodities*. Os traços generalizados encontrados indicam os possíveis locais de cisão das duas porções apontadas pelos autores. O primeiro traço, situado na província da floresta do Paraná e o sul do Cerrado formado pelas espécies *A. flavotorquata* e *A. assimilis* e o segundo formado por *A. flavotorquata* e *A. ammodities*.

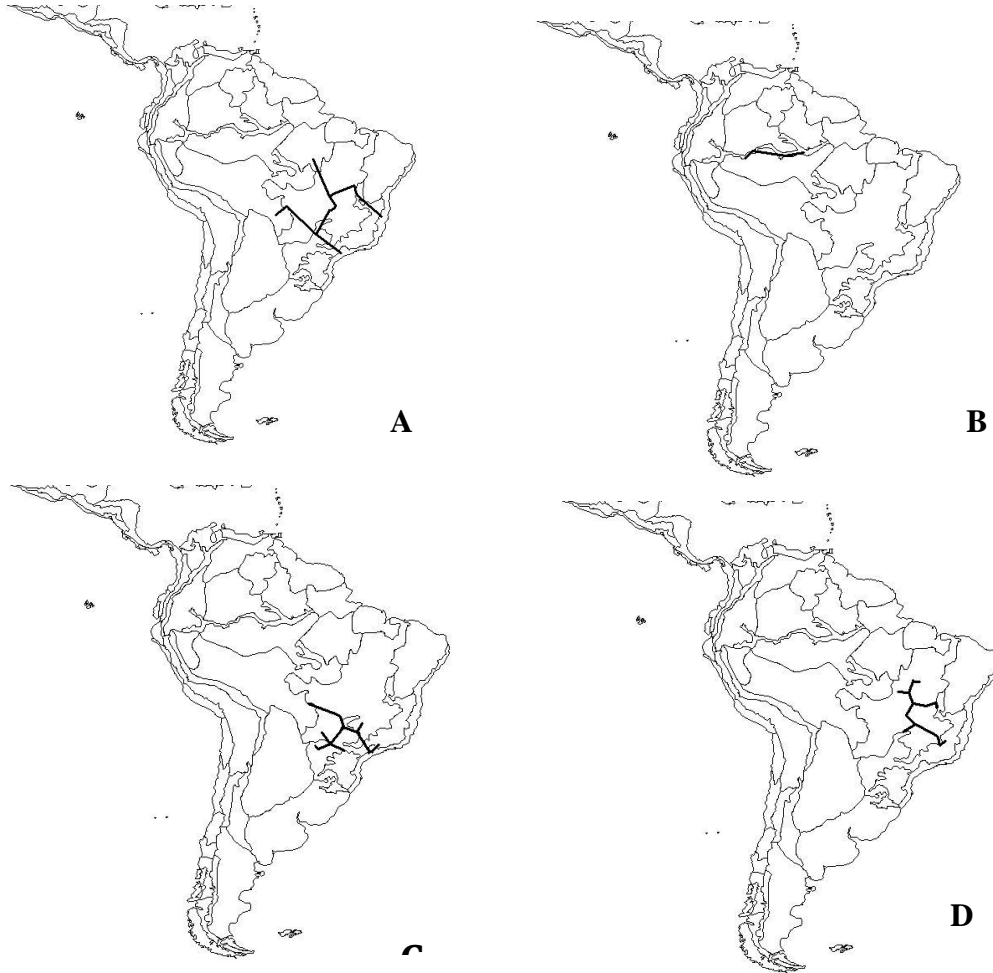


Figura 24. Traços individuais do gênero *Apotolepis*: A. *Apotolepis gr flavotorquata*; B. *Apotolepis pyimi*; C. *Apotolepis assimilis*; D. *Apotolepis ammodities*.





Figura 24 (continuação). Traços individuais do gênero *Apotolepis*: E. *Apotolepis cearensis*.

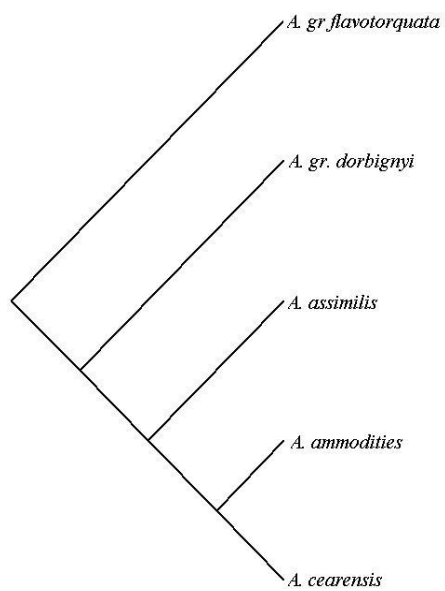


Figura 25. Cladograma do gênero *Apostolepis* modificado de Ferrarezzi (2005).



Figura 26. Traços generalizados do gênero *Apostolepis*: Traço generalizado 1. *Apotolepis flavotorquata* + *Apotolepis ammodities*; Traço generalizado 2. *Apotolepis flavotorquata* + *Apotolepis assimilis*.

### 3.2 *Calomys*:

Para o gênero *Calomys* foram encontrados sete traços generalizados (Fig. 29) que indicaram a história comum entre outras áreas secas da América do Sul com as províncias da sub-região Chaquenha. A província de Puna (próxima aos limites do Chaco) merece destaque como o possível local de vicariância uma vez que alocou o traço generalizado (número 4) sustentado por cinco espécies irmãs.

Almeida *et al.* (2007: 460) em seu trabalho de diversificação temporal de para o gênero, sugeriram um padrão distribucional apenas em áreas secas. Os autores discutiram que o clado das espécies brasileiras, composto por *C. tocantinsi*, *C. expulsus* e *Calomys* sp, foi originado no Cerrado e especiações subsequentes ocorreram nas regiões periféricas ou ecótonos do Cerrado e Chaco. A divergência de *Calomys* não pode ser colocada em uma época geológica clara, porém é estimada entre o Mioceno tardio e começo do Plioceno. Segundo os autores *Calomys* teria duas cladogêneses basais, um clado de terra altas e outro de terras baixas. Esta quebra estaria estimada para a mesma época que houve a divergência do gênero. Apesar de sustentar o paradigma vicariante, os autores sugeriram que ocorreu a

dispersão de *C. hummelincki*. Esta espécie, cuja origem seria nos Llanos da Venezuela, se dispersou pelo corredor aberto que conectava as savanas do norte e sul da Amazônia, chegando à sua distribuição nos Andes e nas áreas secas e abertas brasileiras. Para os autores ocorreu intensa especiação durante o Pleistoceno, originando seis espécies *C. expulsus*, *Calomys* sp. nov., *C. venustus*, *C. fecundus*, *Calomys* sp., *C. tocantinsi* e *C. callosus*.

É portanto corroborado o padrão encontrado pelos autores e a hipótese vicariante para a sua explicação. A fronteira da província de Puna com o Chaco na Argentina seria o centro de diversificação e quebra pois apresenta um traço composto por cinco das seis espécies. Segundo Almeida *et al.* (2007), a maioria das espécies de *Calomys* surgiram durante o Pleistoceno período no qual a diferenciação para o gênero seria intensa. O padrão semelhante a um “Y”, observado pela topografia dos traços generalizados para o gênero *Calomys* foi congruente ao encontrado por Roig-Juñent *et al.*, (2003) em seu trabalho de análise histórica de áreas secas com base em artrópodes epígeos. Roig-Juñent (2003) sustentou que os componentes destas áreas apontam uma história comum pela existência de dois traços distintos. O primeiro, um traço oeste tendo seu início na Patagônia atingindo Puna, e o segundo saindo da Patagônia e chegando na Caatinga (Roig-Juñent *et al.*, 2003). Assim como no trabalho de Roig-Juñent e colaboradores foi observada uma forquilha na região de Puna, fortalecendo a idéia de vicariância e grande diversificação nesta região. A topologia do clado de *Calomys* é coincidente com este padrão uma vez que, segundo Almeida *et al.* (2007) haveria a ruptura entre espécies de terras baixas e espécies de terras altas representada pela espécie *C. hummelincki*. De fato, a porção basal do cladograma (Fig. 28) é caracterizada por espécies distribuídas ao longo da região da Costa da Venezuela (*C. hummelincki*), Andes (*C. sorellus*), chegando até o Chaco (*C. musulinus* e *C. lepidus*). As demais espécies do clado ocorrem em Puna e no Chaco, subindo a diagonal seca do Brasil. Todavia *C. tener* e *C. hummelincki* ocorrem nos llanos da Venezuela, sendo que *C. tener* está distribuído no Cerrado e Chaco. Isso indicaria um padrão que ocorreria da região dos Llanos e Amazônia em direção ao Cerrado originando as espécies brasileiras, distribuídas até hoje na diagonal aberta. Porém a diversificação na região de Puna sustentada pelo traço generalizado encontrado no presente trabalho, indica a evolução ocorrendo no sentido do sul da Argentina ao nordeste brasileiro. Além do padrão histórico (encontrado pelos traços

generalizados) houve a corroboração de registros fósseis, datados do Pleistoceno, uma era geológica notadamente relevante na história das áreas secas.

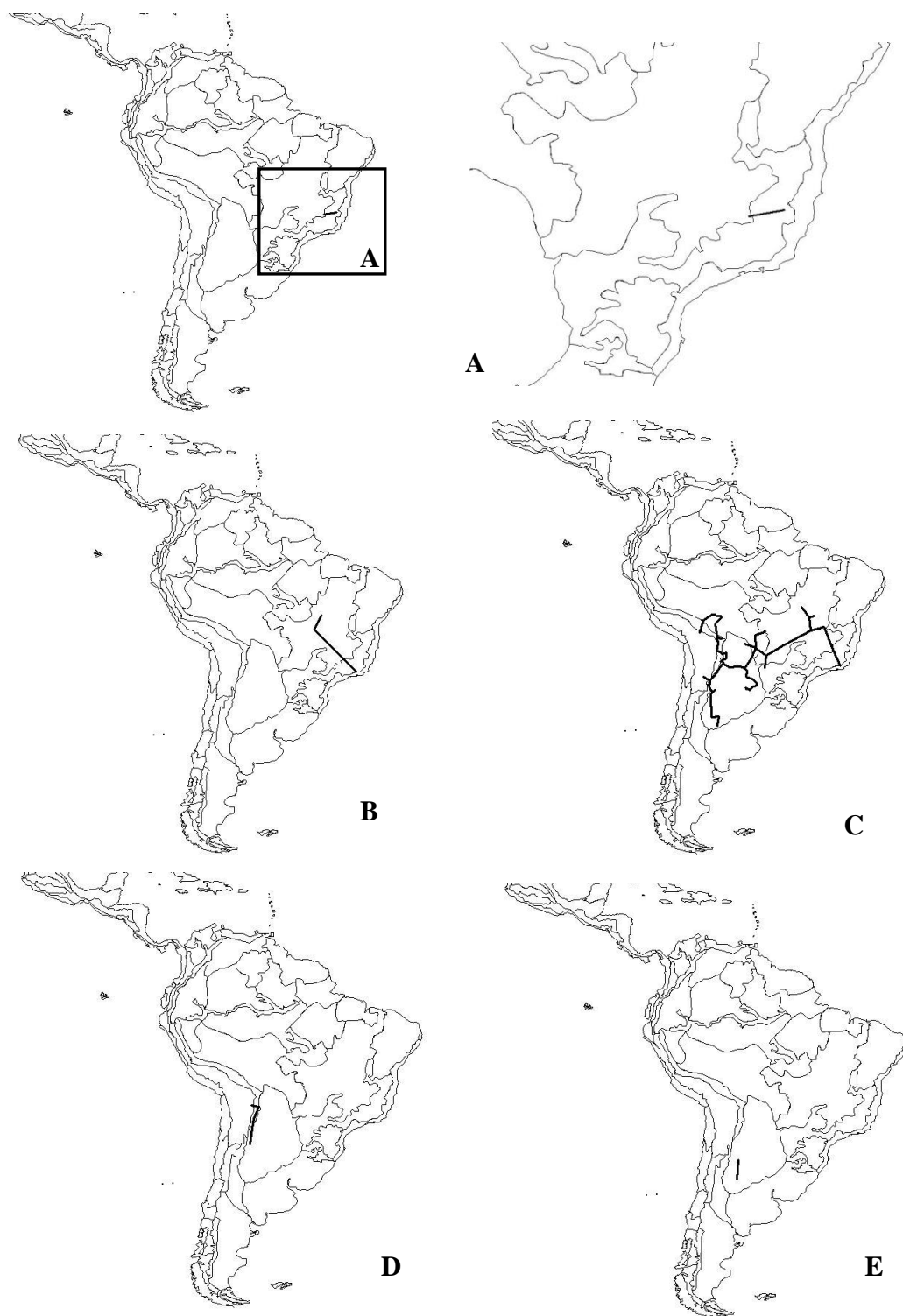


Figura 27. Traços individuais do gênero *Calomys*: A. *Calomys* sp nov; B. *Calomys tocantinsi*; C. *Calomys calosus*; D. *Calomys fecundus*; E. *Calomys venustus*.

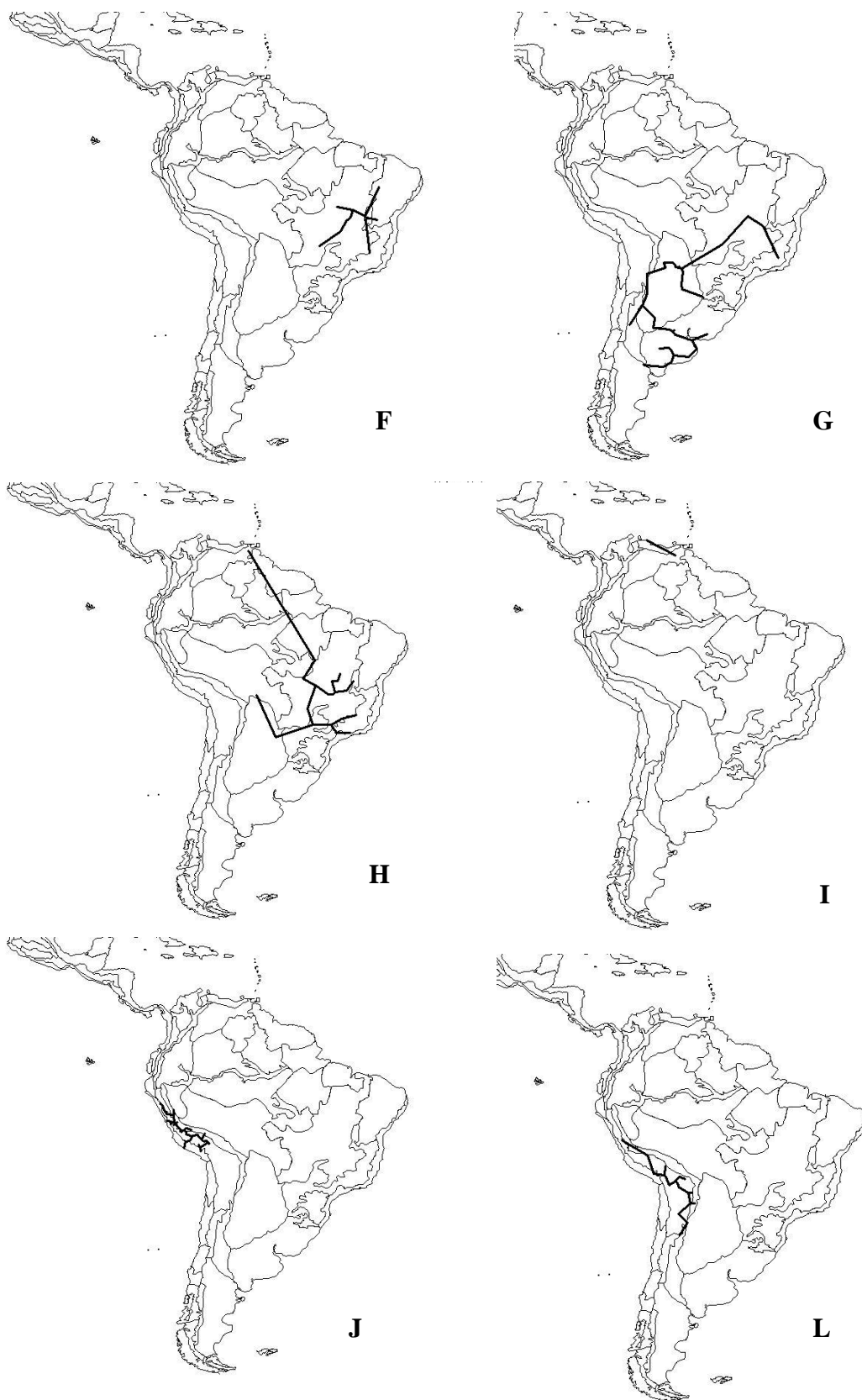


Figura 27 (continuação). Traços individuais do gênero *Calomys*: F. *Calomys expulsus* G. *Calomys laucha*; H. *Calomys tener*; I. *Calomys hummelincki*; J. *Calomys sorellus*; L. *Calomys lepidus*; M. *Calomys musculus*.



Figura 27 (continuação). Traços individuais do gênero *Calomys*: *M. Calomys musculus*.

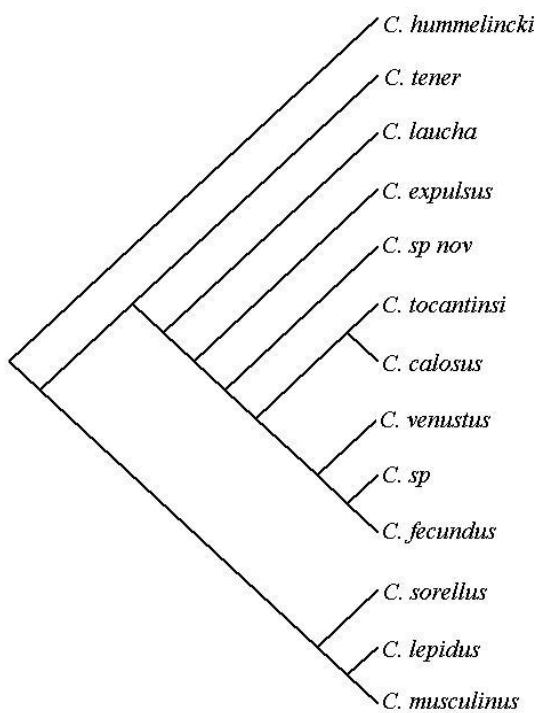


Figura 28. Cladograma do gênero *Calomys* modificado de Almeida *et al*, 2007.



Figura 29: Traços generalizados do gênero *Calomys*: 1: *C. sorellus* + *C. lepidus*; 2: *C. calosus* + *C. expulsus* + *C. laucha*; 3: *C. calosus* + *C. tener*; 4: *C. sorellus* + *C. fecundus* + *C. laucha* + *C. musulinus* + *C. lepidus*; 5: *C. musulinus* + *C. lepidus*; 6: *C. laucha* + *C. musulinus* + *C. calosus*; 7: *C. laucha* + *C. calosus*.

### 3.3 *Thrichomys*

Para este gênero foi encontrado apenas um traço individual devido a problemas de amostragem de três das quatro espécies (Fig. 30). O padrão do traço de *T. apereoides* como o traço que ligou todas as espécies deste gênero indica a homologia primária para a Sub-região Chaquenha. Foi inferido também que as espécies basais (*T. inermis* e *T. apereoides*) teriam sido originadas na Caatinga e Cerrado, respectivamente. *T. apereoides* é uma espécie amplamente distribuída no Cerrado e poderia ter sofrido diferenciação originando as espécies apicais. *Thrichomys* sp. nov. (do Cerrado) e *T. pachyurus* (do Pantanal). Este padrão sugere uma diversificação e expansão do táxon pelas áreas secas com origem no Cerrado e Caatinga chegando até Pantanal e região do Chaco.



Figura 30. Traço individual da espécie *Thrichomys apereoides*

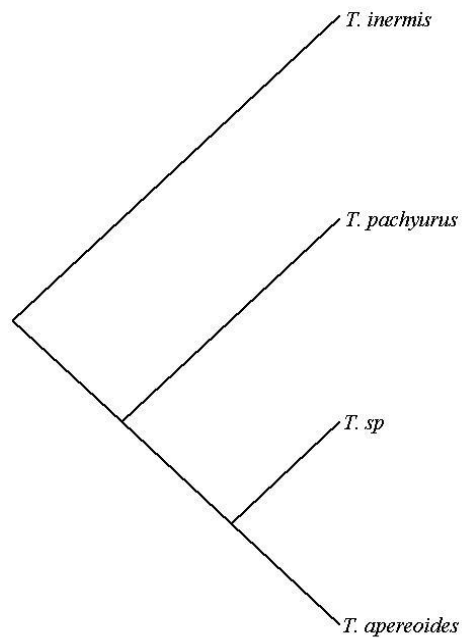


Figura 31. Cladograma do gênero *Thrichomys* modificado de Braggio & Bonvicino (2004).



### 3.4 *Thylamys*:

Foi encontrada congruência entre as topologias do cladograma (Fig. 33) e dos traços individuais (Fig. 32) do gênero. A espécie basal (*T. macrura*) está situada na província do Chaco. A outra espécie que forma a base do cladograma do gênero, *T. pussila*, é representada pela maioria de seus espécimes também situados no Chaco, porém sua distribuição estende-se até a província de Puna. Foi observado que, em Puna há a ocorrência dos traços de todas as espécies do clado do gênero com a exceção de *T. macrura*. A porção noroeste de Puna (situada na Bolívia) inclui os traços de *T. pussila*, *T. venusta*, *T. pallidior* e *T. elegans*, ocorrendo inclusive um traço generalizado (Fig. 34) formado pela sobreposição dos traços de *T. venusta* e *T. elegans* (sendo esta última já parte da porção apical do cladograma). Mais ao sul de Puna, na fronteira com o Chaco, observou-se sobreposição dos traços das espécies apicais do clado, *T. pallidior* e *T. elegans* cujos traços individuais seguem paralelamente até a província de Puna ao norte, situada no Peru.

Palma *et al.* (2002: 250) propôs as relações filogenéticas e inferências biogeográficas para o gênero *Thylamys*. O autor sugere que a diferenciação das espécies basais ocorreu por dispersão na província do Chaco. *T. pussila*, por análises moleculares seria um dos primeiros tilamíneos experimentaram a passagem de um clima úmido subtropical para um ambiente mais aberto. Palma *et al.* (2002) propuseram que, a espécie não incluída na análise (*T. vellutinis*) que ocorre na diagonal seca brasileira, é irmã de *T. pussila*, ocorrendo nesta região também por dispersão. Para os autores, a ocorrência de *T. pussila* e *T. venusta* na Bolívia e norte da Argentina (província de Puna) seria por dispersão antes do soerguimento dos Andes no período Plio-Pleistoceno. O primeiro registro fóssil do gênero é datado do Plioceno e a dispersão de *T. venusta* ocorreu portanto durante elevações mais baixas da cordilheira dos Andes durante o Pleistoceno. A colonização desta espécie seria pela existência de caniões que conectavam as montanhas dos Andes à Costa do Peru e ao Chile. Fósseis desta pré-cordilheira sugerem a dispersão para as terras baixas e posterior diferenciação originando a espécie apical *T. elegans*. Estudos de relógio molecular de didelfos neotropicais propõem um período de especiação rápido e coincidente para a maioria dos marsupiais (Patton *et al.*, 1996 *apud* Palma *et al.* 2002). Baseados em calibração molecular do citocromo *b* foi estimada a data de diferenciação para o Pleistoceno durante o Quaternário, que foi composto por aproximadamente 20 ciclos de

períodos glaciais. Estes períodos causaram uma expansão das áreas secas em períodos frios e de estiagem intensa. Neste cenário, Palma *et al.* (2002: 151) sugeriram que a dispersão causaria a diferenciação de *T. pusilla* e *T. venusta* e os ciclos glaciais possibilitariam o surgimento de *T. pallidior*. Palma & Yates, (1998 *apud* Palma *et al.*, 2002) afirmaram que seus estudos moleculares não suportam a vicariância uma vez que a diferenciação foi posterior ao soerguimento dos Andes.

Entretanto esta datação molecular congruente com o período do Pleistoceno, sugere a diferenciação do gênero ocasionada por mudanças climático-tectônicas durante este período de instabilidade. É portanto sugerido no presente trabalho que houve sim um processo vicariante, ocorrendo na porção do clado onde ocorre a separação entre *T. macrura* e as demais espécies. A região noroeste de Puna mostra grande concentração de traços individuais e um traço generalizado o que pode indicar o local da quebra, ou seja, o local da diversificação do gênero. É então aqui considerado que o levantamento da cordilheira dos Andes no Plioceno tardio e durante o Pleistoceno (Silva, 1994) poderia ser o evento vicariante que causou as especiações no gênero *Thylamys*, pois estudos com relógio molecular confirmam a diferenciação de marsupiais para este período. O início do soerguimento dos Andes no Plio-Pleistoceno foi o responsável por condições climáticas severas na região do Chaco o que pode também originar a diferenciação. Este processo causado por fatores climáticos e tectônicos, encaixa-se no conceito de vicariância, sendo portanto uma explicação mais plausível dentro do cenário pan-biogeográfico.

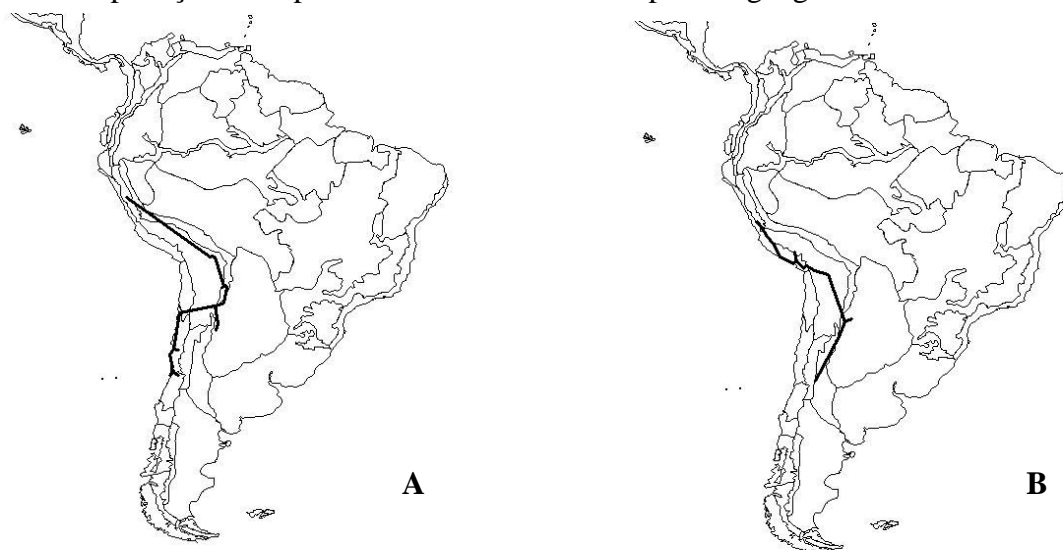


Figura 32. Traços individuais do gênero *Thylamys*: A. *Thylamys elegans*; B. *Thylamys pallidior*.



**C**

Figura 32 (continuação). Traços individuais do gênero *Thylamys*: C. *Thylamys pusilla*.

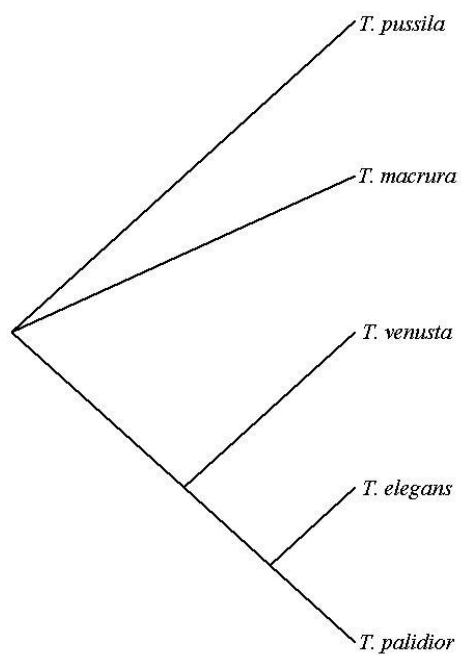


Figura 33. Cladograma do gênero *Thylamys* modificado de Palma *et al.* (2002).



Figura 34. Traço generalizado do gênero *Thylamys* *Thylamys venusta* + *Thylamys elegans* + *Thylamys pusilla*

#### 4.1.2 Pan-biogeografia: padrão e processo

A análise geral do grupo dos insetos apontou um padrão claro que é suportado por Morrone (2006) e corroborado por Cigliano & Lange (2006). Estes autores discutiram a evolução de três gêneros de Orthoptera. Segundo Morrone (2006), a sub-região Chaquenha está relacionada às sub-regiões da Amazônica e Paraná. O desenvolvimento da sub-região Chaquenha teria dividido a floresta antes contínua, representando um exemplo de vicariância dinâmica. Morrone (2006) propôs que alguns táxons de insetos demonstram a disjunção das províncias da Amazônia e do Paraná, enquanto que os outros táxons, que estão distribuídos na sub-região Chaquenha, teriam evoluído posteriormente.

Este padrão foi corroborado não somente pelos gêneros irmãos de Orthoptera *Dichormathus*, *Chlorus* e *Eurotettix*, mas também pelos demais gêneros de insetos com exceção de *Caenonomada*. Foi percebido que a maioria das espécies basais do grupo dos insetos tem sua origem ou nas províncias da floresta do Paraná (como é o caso de

*Dichromathos*) ou nos Pampas. A província do Chaco, para este grupo, apresentou grande importância, uma vez que seria um importante centro de diversificação. O Chaco possui um grande número de traços generalizados e quebras de clados basais, como ocorre com *Thylacoderes* e *Parapsaenythia*. As espécies apicais, por sua vez, têm ampla distribuição na diagonal seca do Brasil, ou seja, do Cerrado em sentido à Caatinga. Isso pode ser um indício de evento vicariante no Terciário, onde os componentes contínuos paranaense e amazônico teriam se separado (Morrone, 2006). A partir de então (ou seja, no Quaternário) teria havido um aumento das áreas secas permitindo a grande expansão dos táxons apicais, mais recentes, na sub-região Chaquenha.

A análise geral do grupo dos vertebrados mostrou um padrão de traços generalizados congruentes com os traços de besouros encontrados por Roig-Juñent (2003). Foi possível visualizar que a região de Puna e a fronteira desta com o Chaco são importantes centros de diversificação. Puna seria a bifurcação do “Y” e contém traços generalizados tanto para o gênero *Calomys* quanto *Thylamys*.

*Calomys*, além do padrão concordante ao encontrado por Roig-Juñent (2003) apresenta uma congruência distribucional semelhante ao encontrado para o grupo dos insetos, o que corrobora a hipótese de evolução dos táxons proposta por Morrone (2006). O cladograma de *Calomys* está dividido em espécies de grandes e baixas altitudes. As de grande altitude corroboram o traço de Roig-Juñent (2003) para as áreas secas na região Andina. As espécies de terras baixas, ou seja, as espécies apicais ocorrem na diagonal seca do Brasil. Isso pode indicar um padrão de diferenciação como aquele observado para o grupo dos insetos, ou seja, o sentido de diferenciação deste clado de *Calomys* seria do Chaco em direção ao Cerrado e Caatinga. As espécies apicais *C. calosus*, *C. tocantinsi* e *Calomys* sp. nov. estão distribuídas no Cerrado, e suportam que este padrão poderia ser explicado por eventos vicariantes nas áreas abertas. Este é o mesmo sentido de diferenciação observado nos gêneros de insetos.

*Thylamys*, por outro lado apresenta o padrão inverso, pois as espécies apicais estão distribuídas na região Andina. Porém sua diferenciação ocorre em Puna, e o traço generalizado de *Thylamys* está muito próximo dos traços generalizados de *Calomys*. Isso não seria suficiente para encontrar um padrão temporal de diferenciação, mas indica um padrão espacial. Os estudos moleculares das espécies de *Thylamys* inferem que a

diferenciação do gênero teria ocorrido no Pleistoceno. A diferenciação de *Calomys*, por outro lado, está estimada para o Mioceno-Plioceno. Apesar deste fator não poder ser explicado com precisão, a congruência espacial é clara. No caso de *Thylamys*, as hipóteses de tempo e espaço, postuladas por Palma & Yates (1998), estão coerentes entre si. A grande diversidade de espécies do gênero, o traço generalizado encontrado em Puna e o período do Pleistoceno como o de maior diversificação para o gênero são totalmente concordantes com a história conhecida para as áreas durante o período Quaternário. Quanto a *Calomys* o padrão distribucional de suas espécies apicais no Cerrado seria mais congruente com o das espécies apicais do grupo dos insetos. Isso poderia ser devido ao fato da especiação deste gênero ser mais antiga que de *Thylamys*, assim como a maior parte dos gêneros do grupo dos insetos, cujo evento vicariante assumido seria o início da expansão das áreas secas e disjunção da floresta amazônica e paranaense no Terciário.

Porém, a congruência meramente espacial não pode conduzir inferências no tocante à temporalidade dos eventos de especiação. O fato de *Calomys* ter sofrido maior diferenciação no Mioceno e ter o mesmo padrão distribucional que alguns gêneros de insetos não indica que os insetos teriam especiado nesta mesma época. Isto poderia ser explicado por pseudocongruência: mesmo padrão espacial sendo formado por processos de idades diferentes (Donoghue & Moore, 2003), evidenciando a grande complexidade que existe nas áreas secas, não sendo possível ainda decifrar ao certo seus padrões para que a sua história seja contada de maneira acurada.

## 4.2 Análise de eventos.

### 4.2.1. Eventos nas áreas secas.

Primeiramente foram feitas análises de cada um dos gêneros indicado no Material e Métodos, exceto *Chlorus* e *Eurotettix* por não apresentarem o cladograma totalmente resolvido. Devido ao grande número de árvores não significativas, ou seja, árvores que apresentaram relevância probabilística superior a 50 aleatórias em 1000 observadas ( $\alpha \leq 0,05$ ) foram discutidas análises somente dos grandes grupos plantas e insetos. O grupo dos vertebrados, ao final dos 12 dias para término da análise gerou um “output file” superior a 1 gigabyte, não sendo possível abri-lo com nenhum gerenciador de texto disponível do sistema operacional Windows.

#### 1. Grupo das Plantas

##### 1.1 *Camarea*

*Camarea* foi o único gênero utilizado na análise de eventos do grupo das plantas por apresentar hipótese filogenética. Foram obtidas 945 árvores, e 21 com custo de 0,07. Dentre estas 21 árvores foi escolhida a que apresenta o menor número de árvores ao acaso, 34 em 1000 observadas. Esta árvore apresenta um evento de extinção no clado da Caatinga e do Paraná. Foram observados três eventos de duplicação nos clados do Cerrado, Caatinga e Paraná bem como nos nós 8 e 9. A vicariância foi observada nos nós 7 (formado pelas províncias da floresta do Paraná e Araucária), 8 (formado pelo clado da Caatinga e o clado supracitado) e 9 (constituído pelo clado do Cerrado e os demais já descritos). Houve somente uma dispersão do Cerrado para a Caatinga (Fig. 35). Não foi observado nenhum evento significativo, ou seja, os valores de “p” são todos muito próximos a 1000 (Tabela 1), estes eventos apresentam a frequência próxima às obtidas pelas reconstruções aleatórias.

O relacionamento entre áreas sugere que o componente formado pelas províncias da sub-região paranaense, Araucária e Paraná é grupo irmão da Caatinga, sendo este grupo relacionado com as províncias do Cerrado, Chaco e Pará.

#### 2. Grupo dos insetos

Devido ao grande número de gêneros e áreas utilizados para a análise do grupo dos insetos, foram requeridos nove dias até o término da análise. Ao fim destes nove dias foram obtidas 10.462.360 árvores, cujo menor custo foi de 9.21.

Dentre estas árvores de menor custo salvas, foram escolhidas aquelas que apresentaram “0” árvores aleatórias em 1000 observadas. Se todos os eventos são igualmente significantes então todas as árvores são igualmente significativas (Isabel SanMartin, comunicação pessoal). A árvore escolhida apresentou 10 eventos vicariantes, 12 extinções, 18 duplicações e 43 dispersões (Fig. 36).

Os eventos de extinção ocorreram nas províncias da Guiana úmida, Pampa, Caatinga, Cerrado, Chaco, Yungas, Monte, Paraná, Araucária e nos nós 23, 21 e 20 (Fig. 36). Os eventos de duplicação ocorreram nas províncias Atlântica, Guiana úmida, Pampa, Caatinga, Cerrado, Chaco, Yungas, Monte, Várzea, Madeira, Araucária, Puna e nos nós 31, 24, 23, 21 e 20. Os eventos vicariantes ocorreram nos nós 23, 22, 20, 21, 24, 33, 32, 31, 30 e 27. E a dispersão ocorreu entre as seguintes áreas e nós (Tabela 2): floresta Atlântica, Pampa, Caatinga, Cerrado, Chaco, Puna, Yungas, Madeira, Monte, Paraná, Araucária, Cauca, e nos nós 23, 22, 20, 21, 24.

O relacionamento de áreas neste grupo sugere que um primeiro componente é formado pelas províncias do Pantanal, Paraná, floresta Atlântica e Cerrado relacionado com as províncias irmãs Monte e Chaco. Este último componente do cladograma corrobora a hipótese de homologia de Morrone (2001). O outro clado é formado por grande parte das áreas secas da América do Sul. Neste, a província do Pampa está duplicada e é relacionada com as províncias de pré-Puna, Madeira, Guiana úmida, Várzea, Caatinga e Puna e Yungas, Cauca, Araucária, Costa da Venezuela e Amapá.

O grupo dos insetos apresenta menor valor de “p” ou seja, apresenta “0” árvores ao acaso em 1000 observadas, enquanto que a árvore do grupo das plantas apresenta 34 árvores ao acaso. O grupo das plantas desta forma apresenta mais eventos de duplicação, extinção e vicariância que os esperados ao acaso e os eventos de dispersão são raros (tendo ocorrido apenas uma vez). O grupo dos insetos apresenta um número maior de dispersões que as plantas. Os insetos apresentam uma alta taxa de dispersão principalmente na província do Cerrado, onde este evento teria ocorrido mais de uma vez.

O grande número de duplicações apresentado principalmente pelo grupo dos insetos poderia ser explicado pelo período de aumento das áreas secas e o surgimento de barreiras que teriam desaparecido posteriormente (Roig-Juñent *et al.*, 2003). Eventos vicariantes deste tipo seriam muito comuns na América do Sul onde a maior parte das barreiras teria



surgido por mares epicontinentais (Nihei & Carvalho, 2004; Morrone, 2006). O evento vicariante mais significativo foi o soerguimento dos Andes ocasionando a separação de biotas de grandes altitudes como é o caso das províncias de Puna e coquimbo e permitiu o surgimento de climas secos e vegetação xérica em regiões como Monte (Roig-Juñent *et al.*, 2003).

Outros tipos de eventos vicariantes como transgressões marinhas também isolou a região de Monte, patagônia, Chaco e Pampa e uma regressão causou um grande aumento destas planícies e o soerguimento do Chaco impediu ventos, causando grande desertificação. Esta é uma possível explicação que o Chaco e Puna teriam evoluído separadamente, ou seja, em condições climáticas notadamente distintas das demais províncias (Pennington *et al.*, 2006).

A origem da diversidade das áreas secas é Gondwanica, mas que o auge da diversificação seria no período Cenozóico (Roig-Juñent *et al.*, 2003: 13).

Pennington *et al.*, (2006), por outro lado, propuseram que a maioria das espécies vegetais seria mais recente, havendo pouco suporte de uma origem Gondwanica das savanas da América do Sul. Desta forma, a explicação por dispersão durante o Cenozóico seria mais plausível. A diversidade florística das áreas secas também surgiu por mudanças climáticas do Pleistoceno. Estas variações também explicam as distribuições disjuntas das províncias xéricas sendo, portanto a vicariância climática a explicação ainda mais aceita para os padrões distribucionais das savanas.

Os resultados observados para ambos os grupos, não indicaram quais eventos que teriam sido realmente significativos. Isso se deu ao fato que os valores observado  $\geq$  aleatório e observado  $\leq$  aleatório indicados (tabelas 1 e 2) deveriam, quando somados, resultar em 1000. Isso não foi observado para nenhum evento tanto para plantas quanto para insetos. Isso poderia indicar que as frequências têm um valor igual ao observado (San Martin & Ronquist, 2004). É possível que o grande número de eventos não significativos seja por vários aspectos como, o fato da maioria dos táxons serem amplamente distribuídos e devido ao baixo número de hipóteses filogenéticas utilizadas.

O relacionamento entre as áreas secas é deveras incerto mesmo sendo encontradas árvores significativas, com baixo número de reconstruções aleatórias em relação às observadas. Isto pode ser explicado pelo grande mosaico que estas áreas representam no

presente assim como pelo número de eventos complexos e temporários que ocorreram no passado na América do Sul. Além destes fatores, estas áreas são ainda pouco estudadas, sendo necessários mais estudos de filogenia datada e relógio molecular para que estas questões sejam respondidas de forma mais acurada.

#### 4.2.2. Análise de eventos pelo método Treefitter

No tocante ao uso do método de análise de eventos Treefitter foi percebido que o modo “default” não assume dispersão, havendo certo problema do programa quando deparado com táxons pequenos que apresentam um “range” maior que seu número de espécies. Isto faz com que o programa gere árvores probabilisticamente não significativas ( $p=1$ ) cujo número de árvores aleatórias é igual ao de árvores observadas, isso indica que todos os eventos ali listados teriam ocorrido, necessariamente, ao acaso.

O modo “recent” adotado para táxons com mais espécies e ampla distribuição, aceita o evento da dispersão, logo, seu custo é maior. A árvore é mais explicativa, pois não descarta um evento importante (dispersão), diminuindo assim o valor de “p”, estando este dentro da margem de  $\alpha \leq 0,05$ .

Este modo, porém, apresenta a desvantagem de consumir muito tempo e gerar análises com muitas árvores. Segundo San Martin e Ronquist (2004) quando são assumidos valores iguais para cada evento a resultante são árvores igualmente parcimoniosas. Neste caso, os autores citados anteriormente propõem ser inviável a escolha de apenas uma árvore mais parcimoniosa. Portanto, todas as árvores dentro de uma gama de valores de aleatórias em observadas seriam igualmente possíveis.

A pesagem dos custos é uma imposição *a priori* deixando este método não testável no tocante a importância relativa de processos explanatórios diferentes (Van Veller, 2005). Segundo este autor o ideal seria considerar padrões reticulados e divergentes sem impor custos a nenhum evento específico.

Apesar de muito criticada, a abordagem de eventos está em desenvolvimento sendo ainda pouco utilizada. Muitos autores assumem que a pesagem de custos para cada evento seja arbitrária, chegando ao limiar de parecer um “jogo computacional” (Cavalcanti, 2007). Porém seria necessário o entendimento real destes programas, cuja alta complexidade dificulta significativamente seu uso. Muitos de seus valores são difíceis de compreender,

assim como o manejo de seus “input” e grandes “output” files o que provavelmente reduz o número de trabalhos que utilizem ou expliquem seu funcionamento. Porém estas “agrupas metodológicas”, por assim dizer, não deveriam ir tão longe a ponto de serem consideradas um jogo. De fato, estes programas matematicamente complexos baseados em modelos podem até parecer como tal, mas é justamente esta complexidade operacional que não permite este pormenor da modificação dos pesos como dito por alguns autores (*cf* Cavalcanti, 2007).

**Tabela 1: Frequências dos diferentes eventos para a reconstrução do cladograma do grupo das plantas. CAA Caatinga; PRA Paraná; CER Cerrado; nós da árvore, 8 e 9.**

Extinção	Frequência (min-max)	Aleatório $\leq$ observado	Aleatório $\geq$ observado
CAA	0.000-0.000	966/1000	1000/1000
PRA	0.000-0.000	844/1000	1000/1000
Duplicação	Frequência (min-max)	Aleatório $\leq$ observado	Aleatório $\geq$ observado
CER	2.000-2.000	205/1000	984/1000
CAA	1.000-1.000	949/1000	365/1000
PRA	1.000-1.000	989/1000	107/1000
9	0.000-0.000	963/1000	1000/1000
8	0.000-0.000	989/1000	1000/1000
Vicariância	Frequência (min-max)	Aleatório $\leq$ observado	Aleatório $\geq$ observado
9	1.000-1.000	978/1000	403/1000
8	1.000-1.000	975/1000	381/1000
7	1.000-1.000	1000/1000	235/1000
Dispersão	Frequência (min-max)	Aleatório $\leq$ observado	Aleatório $\geq$ observado
CER→CAA	0.000-0.000	368/1000	1000/1000

Tabela 2.Frequências dos diferentes eventos para a reconstrução do cladograma dos grupo dos insetos. CAA Caatinga; PRA Paraná; CER Cerrado, CHA Chaco; PAN Pantanal; MON Monte; PAM Pampa; PUN Puna; VAR Várzea; YUN Yungas MAD Madeira; HUM Guiana úmida; ATL Atlântica; ARU Araucária; CAU Cauca. Nós: 20, 21, 22, 23, 24, 29, 30, 31, 32.

Extinção	Frequência (min-max)	Aleatório $\leq$ observado	Aleatório $\geq$ observado
HUM	0.000-0.000	991/1000	1000/1000
PAN	0.000-0.000	983/1000	1000/1000
CAA	0.000-0.000	993/1000	1000/1000
CER	0.000-0.000	936/1000	1000/1000
CHA	0.000-1.000	1000/1000	1000/1000
PUN	0.000-0.000	978/1000	1000/1000
VAR	0.000-0.000	995/1000	1000/1000
YUN	0.000-0.000	996/1000	1000/1000
MON	0.000-1.000	1000/1000	1000/1000
PRA	0.000-0.000	923/1000	1000/1000
20	0.000-0.000	982/1000	1000/1000
21	0.000-0.000	957/1000	1000/1000
30	0.000-0.000	998/1000	1000/1000
Duplicação	Frequência (min-max)	Aleatório $\leq$ observado	Aleatório $\geq$ observado
ATL	0.000-0.000	996/1000	1000/1000
HUM	0.000-0.000	919/1000	1000/1000
PAN	0.000-0.000	983/1000	1000/1000
CAA	0.000-0.000	976/1000	1000/1000
CER	6.000-6.000	976/1000	997/1000
CHA	2.000-3.000	990/1000	628/1000
PUN	0.000-0.000	979/1000	1000/1000
VAR	0.000-0.000	999/1000	1000/1000
YUN	0.000-0.000	996/1000	1000/1000
MAD	0.000-0.000	991/1000	1000/1000
MON	0.000-0.000	571/1000	1000/1000
PRA	4.000-5.000	747/1000	880/1000
ARU	0.000-0.000	999/1000	1000/1000
23	0.000-0.000	967/1000	1000/1000
20	0.000-0.000	669/1000	1000/1000

Tabela 2 (continuação). Frequências dos diferentes eventos para a reconstrução do cladograma do grupo dos insetos.

21	0.000-0.000	971/1000	1000/1000
24	0.000-0.000	983/1000	1000/1000
29	0.000-0.000	975/1000	1000/1000
Vicariância	Frequência (min-max)	Aleatório $\leq$ observado	Aleatório $\geq$ observado
23	1.000-1.000	1000/1000	634/1000
22	2.000-2.000	1000/1000	308/1000
20	2.000-2.000	1000/1000	723/1000
21	2.000-2.000	1000/1000	419/1000
24	1.000-1.000	1000/1000	315/1000
33	0.000-0.000	985/1000	1000/1000
32	0.000-0.000	991/1000	1000/1000
31	0.000-0.000	998/1000	1000/1000
30	0.000-0.000	996/1000	1000/1000
29	0.000-0.000	808/1000	1000/1000
Dispersão	Frequência (min-max)	Aleatório $\leq$ observado	Aleatório $\geq$ observado
ATL→PAN	0.000-0.000	999/1000	1000/1000
ATL→CHA	0.000-0.000	998/1000	1000/1000
HUM→YUN	0.000-0.000	996/1000	1000/1000
PAN→23	0.000-0.000	997/1000	1000/1000
PAN→22	0.000-0.000	998/1000	1000/1000
PAN→21	0.000-0.000	998/1000	1000/1000
PAN→29	0.000-0.000	998/1000	1000/1000
CAA→PAN	0.000-0.000	987/1000	1000/1000
CAA→PRA	0.000-0.000	968/1000	1000/1000
CAA→23	0.000-0.000	997/1000	1000/1000
CAA→22	0.000-0.000	999/1000	1000/1000
CAA→24	0.000-0.000	970/1000	1000/1000
CER→CAU	0.000-1.000	1000/1000	1000/1000
CER→HUM	1.000-2.000	1000/1000	982/1000
CER→PAN	0.000-0.000	983/1000	1000/1000

Tabela 2 (continuação). Frequências dos diferentes eventos para a reconstrução do cladograma do grupo dos insetos.

CER→VAR	0.000-1.000	1000/1000	1000/1000
CER→YUN	0.000-1.000	1000/1000	1000/1000
CER→MAD	0.000-1.000	1000/1000	1000/1000
CER→PRA	0.000-0.000	991/1000	1000/1000
CER→33	0.000-0.000	987/1000	1000/1000
CER→32	0.000-0.000	998/1000	1000/1000
CHA→PAN	0.000-0.000	949/1000	1000/1000
CHA→CAA	0.000-0.000	998/1000	1000/1000
CHA→PAM	0.000-0.000	999/1000	1000/1000
CHA→PRA	0.000-1.000	1000/1000	1000/1000
CHA→29	0.000-0.000	998/1000	1000/1000
PUN→PAN	0.000-0.000	994/1000	1000/1000
PUN→PRA	0.000-0.000	980/1000	1000/1000
PUN→23	0.000-0.000	989/1000	1000/1000
PUN→22	0.000-0.000	999/1000	1000/1000
PUN→24	0.000-0.000	960/1000	1000/1000
MON→PAN	0.000-0.000	984/1000	1000/1000
MON→CER	0.000-0.000	999/1000	1000/1000
MON→PRA	0.000-1.000	1000/1000	1000/1000
MON→29	0.000-0.000	998/1000	1000/1000
PAM→24	0.000-0.000	996/1000	1000/1000
PRA→PAN	0.000-0.000	795/1000	1000/1000
PRA→CAA	0.000-0.000	997/1000	1000/1000
PRA→PUN	0.000-0.000	994/1000	1000/1000
PRA→21	0.000-0.000	991/1000	1000/1000
PRA→29	0.000-0.000	924/1000	1000/1000
ARU→24	0.000-0.000	999/1000	1000/1000
23→CAA	0.000-0.000	993/1000	1000/1000
23→PUN	0.000-0.000	995/1000	1000/1000
22→PAN	0.000-0.000	986/1000	1000/1000

Tabela 2 (continuação). Frequências dos diferentes eventos para a reconstrução do cladograma do grupo dos insetos.

22→CAA	0.000-0.000	995/1000	1000/1000
22→PUN	0.000-0.000	993/1000	1000/1000
20→PAN	0.000-0.000	973/1000	1000/1000
21→PAN	0.000-0.000	978/1000	1000/1000
21→PUN	0.000-0.000	988/1000	1000/1000
24→PUN	0.000-0.000	999/1000	1000/1000
29→PAN	0.000-0.000	997/1000	1000/1000

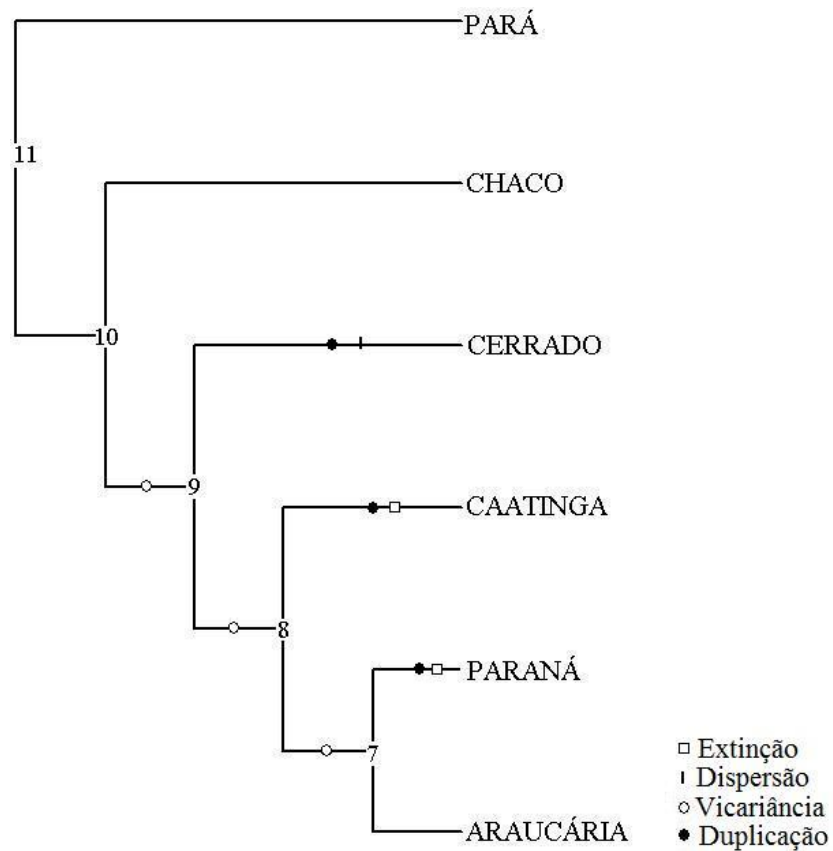


Figura 35: Cladograma do grupo plantas. Gerado através do programa TreeFitter

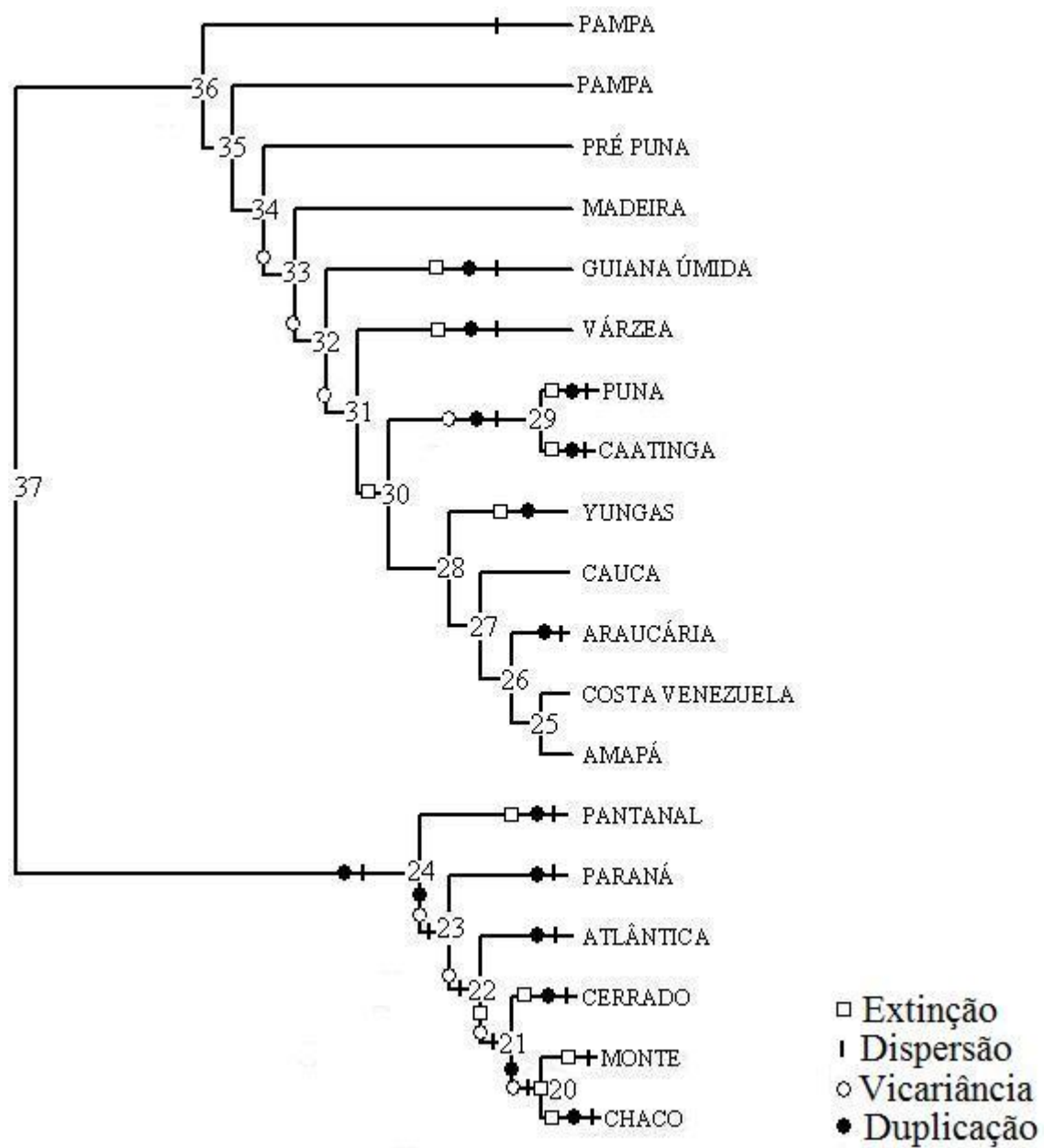


Figura 36: Cladograma do grupo insetos.



## 5. CONCLUSÕES

São encontradas relações entre as áreas secas da América do Sul sendo possível a reconstrução histórica dos processos como a disjunção do componente úmido (como Amazônia e Paraná) e expansão das áreas secas. Foi observada a concordância de padrões encontrados na bibliografia com os observados do grupo dos vertebrados que apontam a região de Puna e do Chaco como centros de diversificação. O padrão encontrado pelos táxons do grupo dos insetos, por sua vez, corrobora a hipótese postulada por Morrone (2006), foi observada a relação da Sub-região Chaquenha com as Sub-regiões Amazônica e Paranaense e que, os táxons ocorrentes na primeira seriam mais recentes. Foi percebida não apenas a corroboração de hipóteses de homologia primária, mas também a congruência com as hipóteses filogenéticas de cada grupo, mostrando desta forma como os processos evolutivos das áreas e seus respectivos táxons estão interligados. Deste modo, a análise pan-biogeográfica corrobora a homologia primária como postulado por Morrone (2001).

No tocante a análise de eventos a maior contribuição do presente trabalho foi encontrar os possíveis eventos que ocorreram nestas áreas tão complexas. Apesar de o método ser eficaz para demonstrar os eventos, a maior dificuldade foi escolher uma árvore mais parcimoniosa pelo grande número de árvores resultantes e pelo fato do método necessitar de um tempo computacional longo para a conclusão das análises. Este método se mostrou inconclusivo e difícil para responder as questões pertinentes ao relacionamento entre as áreas abertas da América do Sul.

Apesar da congruência tanto distribucional entre os grupos, bem como de alguns processos geológicos conhecidos na literatura ainda sim a história não pode ser contada fidedignamente. Ainda é necessário um maior estudo e coleta dos táxons destas regiões, e principalmente, ter um maior número de hipóteses filogenéticas dos táxons que ocorrem nas áreas secas. Por outro lado, a escassez de dados sobre a evolução geológica e hipóteses de relacionamento das áreas dificulta a perfeita utilização do método. Isso se dá ao fato de que as regiões áridas são notadamente conhecidas pela sua grande complexidade uma vez que demonstram diferentes origens. Deste modo ainda não foi possível delinear um padrão histórico de evolução das áreas secas da América do Sul.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Almeida, F. C.; C. R. Bonvicino; P. Cordeiro-Estrela. 2007. Phylogeny and temporal diversification of *Calomys* (Rodentia, Sigmodontinae): Implications for the biogeographic of an endemic genus of the open/dry biomes of South America. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **42**: 449-466.

Amorin, D. S.; M. R. S. Pires. 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. **Biodiversity in Brazil: a first approach**: 183-219.

Bousquets, J. L.; N. Pappavero; A. B. Hernández. 2000. Síntesis de la Biogeografía. **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales** **24 (91)**: 255-278.

Braggio, E. ; C. R. Bonvicino. 2004. Molecular divergence in the genus *Thrichomys* (Rodentia Echimyidae). **Journal of mammalogy** **85 (2)**: 316-320.

Castro, A. A. J. F.; F.R. Martins; J. Y. Tamashiro; G. J. Shepherd. 1999. How rich is the flora os brazilian Cerrados? **Annals of the Missouri Botanical Gardens** **86**: 194-224.

Cavalcanti, M. J. 2007. Biogeography in a changing world. **Global ecology and biogeography** **11**: 353-361.

Cigliano, M. M. 2007. Review of the South American genus *Eurotettix* Bruner Orthoptera, Acridoidea, Melanoplinae). **Systematic Entomology** **32**: 175-195.

Cigliano, M. M.; C. E. Lange. 2007. Systematic revision and phylogenetic analysis of the South American genus *Chlorus* (Orthoptera, Acridoidea, Melanoplinae). **Zoologica Scripta** **36 (3)**: 241-254.

Craw, R. C. 1984. Biogeography and biogeographical principles. **New Zealand Entomologist** **8**: 49-52.

Craw, R. C. 1989 Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on biogeography of New Zealand and the Catham Islands. **Systematic Zoology** **37**: 291-310. .

Craw, R. C.; J. R. Grehan; M. J. Heads. 1999. Panbiogeography. Tracking the history of life. **Oxford Biogeographic Series 11**. Oxford University Press. Oxford.

- Crisci, J.V. 2001. The voice of historical biogeography. **Journal of Biogeography**, **28**: 157-168.
- Crisci, J. V.; L. Katinas; P. Posadas. 2003. **Historical Biogeography an introduction**. Harvard University Press, Cambridge Massachussets.
- Dirksen, L.; I. de la Riva. 1999. The Lizards and amphisbaenians of Bolívia (Reptilia, Squamata): Checklist, Localities and Bibliography. **Graellsia** **55**:199-215.
- Donoghue, M. J.; B. R. Moore. 2003. Toward an integrative historical biogeography. **Integrative and comparative biology**, **43**: 261-270.
- Ebach, M. C.1999. Paralogy and the Centre of Origin Concept. **Cladistics**, **15**: 387–391.
- Ebach, M. C. 2003. Phylogenetic biogeography deconstructed. **Journal of biogeography** **30**: 1285-1296.
- Espinosa, D. O.; J. L. Bousquets. 1993. **Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas**. Universidad Nacional Autónoma de México
- Grehan, J. R. 1989. Biogeography and conservation science in New Zealand. **New Zealand Journal of zoology** **16**: 731-748.
- ESRI. 1999. Arc View GIS 3.2a. **Enviromental Systems Research Institute, Inc.** Nova Iorque.
- ESRI. 2004 ArcGIS 9. **Enviromental Systems Research Institute, Inc.** Nova Iorque.
- Ferrarezzi, H.; F. E. Barbo; C. E. Albuquerque. 2005. Phylogenetic Relationships of a new species of *Apostolepsis* from brazilian Cerrado with notes on the *assimilis* group ( Serpentes: Colubridae: Xenodontinae: Elapomorphini). **Papéis avulsos de Zoologia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo** **45** (16): 415-229.
- Flores, G. E. 2000. Systematic Revision of the argentinean genus *Thylacoderes* solier (Coleoptera: Tenebrionidae), with descriptions of two new species. **Journal of the New York Entomological Society** **108** (1-2): 76-94.
- Fuzzy Gazetter. Disponível em: < <http://tomcat-dmaweb1.jrc.it/fuzzyg/query/>>. Acessado em março de 2007.

Global Gazetteer. Disponível em:<<http://www.fallingrain.com/world>> Acessado em março de 2007

Harold, A. S.; Mooi, M. D. 1994. Areas of endemism: Definition and recognition criteria. **Systematic Biology** **43** (2): 261-266.

Heads, M. 2004. What is a node. **Journal of Biogeography** **31**: 1883-1891

Humphries, C. J.; L. R. Parenti. 1999. Cladistic Biogeography. 2 ed. **Oxford Biogeographic Series 12**. Oxford University Press, Oxford.

IBGE, 1998. **Cadastro de cidades e vilas do Brasil**. Disponível em: <<http://www.ibge.gov.br>>. Acessado em março de 2007

Mamede, M. C. H. 1990. Revisão do gênero *Camarea* Saint-Hilarie (*Malpighiaceae*). **Hoehnea** **17** (1): 1-34.

Mamede, M. C. H.; S. J. Mayo. 1992. A Cladistics analysis of the genus *Camarea* (*Malpighiaceae*). **Kew Bulletin** **47** (3): 491-501.

Monné, M. L. 2005. Revisão, análise cladística e biogeografia de *Coccoderus* Buquet (Coleoptera, Cerambycidae). **Revista brasileira de Entomologia** **49** (3): 369-391

Morrone, J. J. 1994. Systematics, cladistics, and biogeography of the Andean Weevil Genera *Macrostyphlus*, *Andioristidius*, *Puranius* and *Amathyneteoides* new genus (Coleoptera: Curculionidae). **American Museum Novitates** **3104**: 1-64.

Morrone, J. J. 2000. What is the Chacoan subregion? **Neotropica** **46**: 51-68.

Morrone, J. J. 2001 B. **Biogeografía de América Latina y el Caribe**. M ; T- Manuales ; Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza, 148 p.p.

Morrone, J. J. 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. **Diversity and Distributions**, **7**: 297-300.

Morrone, J.J. 2003. **Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía**. Las prensas de Ciencia, Facultad de Ciencias, UNAN, 307 p.p.

Morrone, J.J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. **Revista Brasileira de Entomologia** **48** (2): 149-162.

Morrone, J.J. 2005. Cladistic biogeography: identity and place. **Journal of Biogeography** **32**: 1281-1286.

Morrone, J.J. 2006. Biogeographic areas and transitions zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analysis of the entomofauna. **Annual Review of Entomology**, **51**: 467-494.

Morrone J.J.; J. M. Carpenter. 1994. In search of a method for cladístico biogeography: an empirical comparison of component analysis, brooks parsimony analysis, and three-area statements. **Cladistics** **10**: 99-153.

Morrone J.J.; J.V. Crisci.1995. Historical Biogeography: Introduction to Methods. **Annual Review of Ecology and Systematics** **26**: 373-401

Nihei, S.S. 2006. Misconceptions about parcimony analysis of endemicity. **Journal of biogeography** **33**: 2099-2106.

Nihei, S.S ; C.J.B de Carvalho. 2004. Taxonomy, cladistics and biogeography of *Coenosopsia* Malloch (Diptera, Anthomyiidae) and its significance to the evolution of anthomyiids in the Neotropics. **Systematic Entomology** **29**: 260-275.

Nihei, S.S ; C.J.B de Carvalho. 2005. Distributional Patterns of the Neotropical fly genus *Polietina* Scnabl ; Dziedzicki (Diptera, Muscidae): A phylogeny-supported analysis using panbiogeographic tools. **Papéis avulsos de Zoologia** **45(2)**:313-326.

Page, R. D. M.1994. Maps between trees and cladistics analysis of hostorical associations among genes, orgnisms, and áreas. **Systematic Biology** **43(1)**:58-77.

Palma, R. E.; E. Riveira-Milla; T. L. Yates; P. A. Marquet; A. P.Meynard. 2002. Phylogenetics and biogeographic relationships of the mouse opossum *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae) in southern South América. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **25**: 245-253.

Pappavero, N.; D. M. Teixeira; Bousquets, J. L. 1997. **História da Biogeografia no Período Pré-Evolutivo**. Plêiade, FAPESP, 258 p.

Pennington, R. T.; G. P. Lewis; J. A. Ratter.2006. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests.

**Neotropical dry forests: diversity, biogeography and conservation.** Taylor ; Francis, New York.

Parra, C. A. R. Uma heramienta automatizada para realizar análisis panbiogeográficos. **Biogeografia 1:** 31-33.

Platnick, N. I. 1991. On areas of endemism. **Aust. Sys. Bot., 4.**

Posadas, P.; J. V. Crisci; L. Katinas.2006. Historical biogeography: A review of its basic concepts and critical issues. **Journal of arid environments 66:** 389-403.

Porzecansky, A. L. ; J. Cracraft. 2005. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. **Journal of Biogeography, 32:** 261-275.

Prado, D. E. ; P. E. Gibbs.1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. **Annals of the Missouri Botanical Gardens 80 :** 902-927.

Predevello, J. A. ; C. J. B. de Carvalho. 2006. Conservação do Cerrado Brasileiro: o método pan-biogeográfico como ferramenta para a seleção de áreas prioritárias. **Natureza & Conservação 4 (1):** 39-57.

Ramos, K. S. ; G. A. R. Melo. 2006. **Revisão taxonômica e relações filogenéticas das espécies de *Parapsaenythia* Friese, 1908 (Hymenoptera, Apidae s. l., Protandrenini).** Curitiba. Dissertação (Mestrado em ciências Zoologia) : Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Roig-Juñent, S.; M. C. Dominguez; G. E. L ; C. Mattoni. 2006. Biogeographic history of South American arid lands:A view from its arthropods using TASS analysis. **Journal of Arid Environments, 66:** 404–420.

Ronquist, F. 1997. Dispersal-Vicariance analysis: a new biogeographic approach to the quantification of historical biogeography. **Systematic Biology 46:** 195-203.

Sanmartín, I.; H. Enghoff; F. Ronquist. 2001. Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the holartic. **Biological journal of the Linnean Society 73:**345-390.

Sanmartín, I.; F. Ronquist. 2004. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. **Systematic Biology 53(2):** 216-243.

Silva, J. M. C. 1997. Endemic bird species and conservation in the Cerrado Region, South America. **Biodiversity and Conservation** 6: 435-450.

Veller, M. G. P. Van. 2005. 1.2 Evaluation of a priori and a posteriori methods in vicariance biogeography. Disponível em: <<http://home.hccnet.nl/m.van.veller/h1.html#H13>>. Acessado em outubro de 2007

Veller, M. G. P. Van; M. Zandee. A Posteriori and a Priori methodologies for testing hypothesis of casual processes in vicariance biogeography. 2002. **Cladistics** 18:207-217.

Soares, E. D. G. 2006. Como gerar mapas e aplicar métodos biogeográficos no Programa ArcView Gis 3.2 a. Disponível em: <<http://zoo.bio.ufpr.br/diptera/bz023/index.htm>> Pós Graduação em Entomologia, Universidade Federal do Paraná.

Warwick, M. C.; G. P. Lewis. 2003. Revision of *Plathymenia* (Leguminosae- Mimosideae). **Edinburgh journal of Botany** 60 (2): 111-119.

Werneck, F. P.; G. R. Colli. 2006. The lizard assemblage from seasonally dry tropical forests enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic arc. **Journal of Biogeography** 33: 1983-1992.

Zanella, F. C. V. 2002. Systematics and biogeography of the bee genus *Caenomada* Ashmead, 1899 (Hymenoptera: Apidae: Tapinostapidini). **Studies on Neotropical Fauna and environment** 3: 249-261.